

# **Principles of Systematic Zoology**

Ernst Mayr

Alexander Agassiz Professor of Zoology,  
Harvard University

McGraw-Hill Book Company

New York St. Louis San Francisco Toronto London Sydney 1969



Э. Майр

**ПРИНЦИПЫ  
ЗООЛОГИЧЕСКОЙ  
СИСТЕМАТИКИ**

Перевод  
с английского  
М. В. М и н ы

Под редакцией  
и с предисловием  
проф. В. Г. Гептнера

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»  
МОСКВА 1971

Монография по теории и практике систематики животных, которая будет служить незаменимым настольным руководством как для начинающих, так и для опытных специалистов. Особую ценность эта книга приобретает в связи с тем, что в ней отражены глубокие изменения, происходящие в систематике за последние годы. Систематика как бы вступила в период возрождения: ее границы расширяются, создаются новые теории и направления, разрабатываются новые методы. Многие разделы книги, в частности главы, посвященные теоретическим основам систематики, представляют интерес для всех биологов, независимо от их узкой специальности.

Предназначена для студентов и преподавателей биологических факультетов университетов и педагогических институтов, для зоологов, энтомологов, ихтиологов, гидробиологов, экологов, специалистов по теории эволюции.

*Редакция биологической литературы*

## ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Во всем круге наук о животных едва ли есть другая отрасль, судьба которой была бы так причудлива, как судьба систематики. Большинство наук, однажды возникнув, обычно развиваются довольно равномерно (иногда, конечно, с периодами ускорения), меняют с возрастом свое лицо и приемы работы и существуют с более или менее определенной перспективой. Систематика же за свою без малого трехсотлетнюю историю переживала столь резкие «взлеты и падения», как, пожалуй, ни одна другая наука; особенно резко менялись отношение к этой науке и место ее в зоологии. Немного в биологии и таких отраслей, ряд основных идей и понятий которых, во всех отношениях современных, уходят своими корнями к идеям античных мыслителей.

В XVIII и в начале XIX в. систематика и зоология были почти синонимами и, если это и не формулировалось прямо, фактически большую часть «зоологии» и составляла систематика, с добавлением неотъемлемой от нее фаунистики. В середине XIX в., в большей мере на материалах, накопленных этими науками, было открыто явление эволюции и некоторые ее механизмы и были созданы основы системы эволюционных воззрений нашего времени.

Парадоксальным образом эволюционизм, принявший во второй половине XIX в. почти чисто сравнительно-анатомическое и сравнительно-эмбриологическое направление, символом которого стал Геккель с его филогенетикой, привел к своеобразному нигилистическому отношению к систематике, а временами даже к отрицанию ее как науки. Хотя систематики продолжали делать свое дело, эта, так сказать, дискриминация, иногда чуть не диффамация систематики<sup>1</sup>, не могла не привести к уменьшению ее значения и роли

---

<sup>1</sup> Некоторые примеры см. В. Г. Гептнер «Столетие дарвинизма и книга Э. Майра» в книге: Э. М а й р, Зоологический вид и эволюция, изд-во «Мир», М., 1967.

и даже к известному упадку самой науки. Нельзя не признать, что повинны в этом в известной мере были сами систематики. Не без влияния известного скептического отношения Дарвина к виду<sup>1</sup> они, если позволительно так выразиться, «запутались» в понимании вида, того явления природы, без осмысливания которого систематика не может создать ни собственной теории, ни участвовать в создании общебиологической теории. Без теории же, само собой разумеется, ни одна отрасль знания не может жить полнокровной жизнью.

Накопление огромного фактического материала, однако, продолжалось. Все больше обнаруживалось и сложных случаев, которые не укладывались в схемы. Эти случаи представляют особый интерес, они особенно стимулируют работу мысли. Как еще много лет назад хорошо подчеркнул Б. Ренш (1934), «самые сложные и самые запутанные группы наиболее привлекательны, так как они самым непосредственным образом ведут в проблематику видо- и расообразования».

Следующим этапом в развитии систематики (и, надо считать, большой ее заслугой) была сложившаяся в первой трети нашего века широкая трактовка вида, приведшая к созданию концепции так называемого политипического вида. Это понятие, основанное прежде всего на свойстве географической изменчивости организмов, представляет собой уже существенный элемент теории систематики и, более того, важное обобщение, имеющее значение для всей биологии. Этот большой шаг по пути эволюционного мышления привел систематику в тесный контакт с другими биологическими науками, прежде всего с генетикой. Верно и обратное — эволюционисты всех направлений и специальностей стали все больше интересоваться систематикой, ее материалами и идеями. Уже несколько десятилетий мы можем наблюдать как систематика во всех ее аспектах занимает все более и более важное место в общей теории развития и существования органического мира. Без нее эволюционизм нашего века не мыслим. С другой стороны, мы являемся свидетелями нового расцвета и самой систематики, широко использующей наравне с бессмертными, никогда не стареющими,

---

<sup>1</sup> «Вид — это термин, созданный для удобства» и т. п. Некоторые подобные высказывания Дарвина приведены в книге К. М. Завадского «Вид и видообразование», изд-во «Наука», М., 1968.

классическими приемами исследования и многие новые методы — биохимические, цитологические, генетические и другие. В изучении, например, млекопитающих большую роль играет так называемая кариосистематика, и изучение кариотипов стало уже обязательным. Сейчас очевидны не только большие заслуги систематики, но и широкие перспективы ее дальнейшего развития как аналитической и синтетической области биологии. Обе эти стороны систематики неразрывно связаны.

В приемах непосредственной исследовательской работы систематика над материалом очень много специфического, индивидуального, такого, что складывается на основе личного опыта ученого. Это начинается с того, что называется «глазом систематика», т. е. с умения видеть и находить сходство и различие, и кончается умением осмыслить увиденное и анализированное в категориях системы и процесса видообразования. В систематике, пожалуй, более, чем в других отраслях биологии, живет порядок непосредственного личного обучения «ремеслу» науки и добрая старая система мастера и ученика. Иного пути сложения систематика, по видимому, и нет.

Однако, если такого обучения во многих случаях достаточно в практическом отношении, то его часто оказывается недостаточно в отношении теории. Это происходит хотя бы потому, что интересы «мастера» обычно ограничены одной группой, иногда узкой, и все многообразие явлений, связанных с конструкцией вида и процессом видообразования, не всегда хранится в его личном опыте. Нередко и повседневная практическая работа оставляет «мастеру» слишком мало возможностей для занятий в области теории.

Цель предлагаемой книги заключается в том, чтобы дать указания и прямые наставления к практической работе систематика, так сказать, заменить стоящего за плечами мастера. Однако задача ее не только в этом и даже, главным образом, не в этом. Книга Майра предназначена показать широкие теоретические основы систематики и ввести в проблематику видообразования и эволюции, вытекающую из систематического материала. Иными словами, книга призвана помочь созданию образованного систематика-эволюциониста, а не простого классификатора, какие, к сожалению, еще встречаются. Вероятно, многие уже сложившиеся систематики, ознакомившись с этой книгой Майра, пожалуют, что

в их «ученические» годы такой книги не было. Она позволила бы им быстрее и легче пройти этапы своего теоретического роста и не раз избавила бы от тех терзаний, которые испытывает молодой систематик, сталкиваясь со сложным или просто необычным таксономическим положением. Очень полезна она и «мастерам».

Нельзя не подчеркнуть, что предлагаемая книга имеет особое значение и для нашей науки. На наших зоологах лежит изучение огромной территории Советского Союза, которая составляет около 17% поверхности суши, и обширных пространств окружающих ее морей. Традиционен интерес русских ученых к Центральной и Передней Азии, а в последние десятилетия наши зоологические исследования распространяются практически на все части Мирового океана. Все это требует очень много «рабочих рук» систематиков. Наши систематики в большинстве случаев хорошо образованы и работают много, но число их сравнительно невелико — как относительно размеров стоящих перед ними задач, так и относительно общего числа наших зоологов. Хочется надеяться, что тот показ содержания и методов работы систематика, который дан Майром, привлечет в эту науку новые силы.

Полезно также подчеркнуть, что наша страна предоставляет такие возможности для разработки некоторых вопросов эволюции, связанных с систематикой, как немногие другие на земном шаре. Единая огромная территория, ясная ландшафтная зональность от высокой Арктики до пустынь и субтропиков, огромное протяжение почти всех зон, очень большая площадь горных областей, их сложная структура и значительные высоты, ледниковые реликтовые области и многое другое дают редкие, в сущности неповторимые, возможности для изучения такой фундаментальной проблемы, как географическая изменчивость и географическое формообразование. У нас нет условий, пожалуй, лишь для изучения географического формообразования островного типа. Во многом наша страна столь же исключительна, как и островная область, связанная с Малайским архипелагом («острова Южного океана»), хотя, так сказать, в противоположном смысле — слабое развитие географических изолирующих механизмов у нас и крайнее развитие их в другом случае. Поэтому естественно, что проблема географической изменчивости изучается у нас уже давно и имеются широкие перспективы ее дальнейшего изучения.

\* \* \*

Э. Майр, директор музея сравнительной зоологии в Гарварде и член Национальной академии наук (США), один из выдающихся и наиболее компетентных современных систематиков и эволюционистов. Он хорошо известен нашим биологам по его специальным статьям, но, главным образом, по переведенным на русский язык книгам «Систематика и происхождение видов» (1947) и «Зоологический вид и эволюция» (1967). Эти книги по справедливости расцениваются как полный — каждая для своего десятилетия — анализ состояния основных проблем эволюционного учения, связанных с эволюцией «на видовом уровне». Одновременно это широкое обоснование и защита принципа географического аллопатрического видообразования. Установление и разработка его и в историческом аспекте со времен М. Вагнера (1868) и до наших дней связаны, главным образом, с систематикой. Пользуется признанием наших зоологов и книга «Методы и принципы зоологической систематики» (1956), написанная Э. Майром вместе с известными американскими систематиками Э. Линсли и Р. Юзингером. Выходящие ныне в русском переводе «Принципы зоологической систематики» имеют много общего с этой последней. Однако это не просто новое издание прежней книги, а книга, написанная заново. В частности, в ней развита и расширена теоретическая часть и рассмотрены некоторые новые вопросы более практического характера. Таков, например, вопрос о «численной» (нумерической) и машинной систематике. К слову сказать, автор относится к этому направлению систематики весьма сдержанно. С этим трудно не согласиться, хотя такая позиция Майра и вызвала довольно сильную критику.

Естественно, что произведение, в котором освещается широкий круг общих вопросов, дает достаточно поводов для критики и кроме указанного. Так, например, трудно согласиться с некоторыми положениями автора, относящимися к надвидовым таксонам, в частности к объему рода. Рассуждения о дроблении и объединении и об «оптимальной величине» таксонов не всегда последовательны. В них подчас смешивается принцип отражения действительных отношений, существующих в природе, с задачей облегчить хранение и извлечение информации, которой должна служить система. Вместе с тем, достаточно ясно, что величина таксона (прежде всего — рода), объем его, должны определяться только естественностью этой группировки, а не прагматической задачей

хранения и извлечения информации. «Удобство обращения с информацией», которое дает система, есть ее органическое, но, так сказать, второстепенное свойство; это «побочный продукт», но не цель создания системы, в том числе и ограничения родов. Здесь должно действовать старое ламарково правило, требующее, чтобы границы проводились там, где их провела природа, и не проводились там, где она их не проводила. Таким образом, естественными и «законными» оказываются как маленькие, даже монотипические роды, так и большие. Во многих случаях, особенно среди насекомых, этот принцип приводит к созданию огромных родов, включающих сотни видов. Они, конечно, «неудобны», но зато естественны. Наконец, существуют в практике, как, впрочем, и в теории системы, такие понятия как «подрод» и «группа видов», пользование которыми, сильно облегчая хранение и извлечение информации, не нарушает естественности даже самого большого рода.

Относительно самого текста перевода нужно заметить следующее. Книга переведена полностью. Сделаны лишь самые незначительные и несущественные сокращения в разделе, посвященном технике подготовки рукописей (у наших издательств обычно иные требования), и не переведен приложенный к книге словарь терминов (его в достаточной мере заменяет предметный указатель). Текст Кодекса номенклатуры в целях сохранения полной аутентичности в публикации этого документа, взят из русского перевода его, подготовленного Зоологическим институтом академии наук, хотя некоторые формулировки в этом переводе, по-видимому, могли быть несколько уточнены. Комментарии автора к отдельным статьям кодекса переведены полностью. Следует иметь в виду, что, хотя они и принадлежат члену Международной номенклатурной комиссии, это лишь его личное мнение и трактовка.

Для термина «*pondimensional species*» употребляется новое выражение «безмерный вид» (в прежних переводах книг Майра для этого понятия были приняты термины «вид вне времени и пространства» и «одномерный вид»). Во всех случаях, когда перевод не дает вполне четкого однозначного представления о термине, употребленном в оригинале, в скобках приводится английское слово. В связи с тем, что автор четко разделяет «таксономию» и «систематику», употребление этих терминов в переводе копирует оригинал.

*В. Гентнер*

## ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ АВТОРА

Ученые нашего поколения оказались свидетелями замечательного возрождения систематики. Причины этого возрождения довольно различны. Таксономисты играли ведущую роль в новом синтезе эволюционной теории; они показали, что изучение многообразия органического мира, являющееся основной задачей систематики, представляет собой одно из главных обобщающих направлений биологии. Систематика оказала также большое влияние на зарождение всей популяционной биологии, и в частности генетики популяций. Понять важную роль таксономии помогло признание существования двух основных научных методов: экспериментального и сравнительного (основанного на наблюдениях). Данные наблюдений довольно бессмысленны, если, прежде чем их сравнивать, не подвергнуть их классификации. Признание этой методологической необходимости возродило интерес к методам и теории классификации во всех сравнительных науках. Этот интерес еще более возрос с появлением электронных вычислительных машин и возникновением в связи с этим стремления к автоматической классификации. Наконец, помимо всего этого, все больше возрастает потребность в развитии прикладных аспектов таксономии, таких, как правильное определение и классификация видов, необходимых при проведении исследований в области сельского хозяйства, здравоохранения, экологии, генетики и биологии поведения.

В 1953 г., когда были опубликованы «Методы и принципы зоологической систематики», не существовало никаких других книг по методам систематики, кроме специальной книги Хеннига на немецком языке. О современном подъеме систематики свидетельствует число опубликованных за последнее время пособий в этой области (см. гл. 1), процветание, с момента его основания в 1952 г., жур-

нала *Systematic Zoology* и аналогичных периодических изданий в Европе, а также увеличивающееся с каждым годом число статей, посвященных методам и принципам систематики, в журналах по всему миру. Единственный способ справиться с этой лавиной новой информации и новых теорий состоял в том, чтобы подготовить радикально переработанное издание книги, опубликованной в 1953 г.

К сожалению, двое из трех авторов этой первой книги (Э. Гортон Линсли и Роберт Л. Юзингер) были слишком заняты служебными делами, чтобы принять участие в подготовке нового издания. Вследствие этого по взаимному соглашению Эрнст Майр принял на себя всю ответственность. В процессе работы стало ясно, что простой переработки недостаточно. В результате получилась новая книга с новым названием. Тем не менее она ведет свое происхождение непосредственно от книги, вышедшей в 1953 г., и многое из того, что было ценного в старой книге, вошло в новую. Первый вариант рукописи был критически прочитан прежними соавторами. Я глубоко признателен за помощь и поддержку, оказанные мне двумя моими друзьями, которые продолжают сохранять неослабевающий интерес к данной книге.

В прошлом часто раздавались жалобы на то, что подготовка молодого таксономиста чересчур эмпирична и в значительной мере состоит в обучении его тем операциям, которые умеют выполнять опытные таксономисты. Подобная критика справедлива, если практическая подготовка не дополняется изучением теории. Вместе с тем не следует забывать, что таксономия — дисциплина, тесно связанная с практикой, и что ее невозможно освоить, ограничившись чтением учебника. Поэтому основное назначение данной книги — быть проводником и спутником как для студентов, изучающих эту дисциплину, так и (причем, возможно, даже в большей мере) для тех, кто ее преподает. Она, однако, не может заменить лабораторных занятий, во время которых на практике демонстрируются методы классификации. В таксономии каждой группы животных есть свои особые проблемы, и каждый преподаватель, естественно, предпочитает использовать материал и примеры, относящиеся к той группе, с которой он знаком лучше всего. Именно поэтому мы ограничили число примеров, иллюстрирующих применение основных принципов и методов таксономии, предоставив

преподавателю самому решать, какие примеры следует выбрать в том или ином конкретном случае. Проблемы таксономии слишком разнообразны, чтобы можно было, как этого, вероятно, хотелось бы начинающему, дать набор рецептов на все случаи жизни. В сущности ясное изложение теории окажется более полезным для решения практических задач, чем такая поваренная книга.

Именно по этой причине в данной работе уделяется так много внимания теоретическим аспектам таксономии. Цель состоит не столько в том, чтобы внести вклад в теоретическую биологию, сколько в создании прочной основы для практической работы. Для таксономиста важно на каждой стадии своей работы ясно понимать смысл таких терминов, как вид, таксон, категория, классификация и тип. Чем яснее он представляет себе эти термины и лежащие в их основе концепции, тем больше будет согласия среди таксономистов и тем меньше времени они будут тратить на бесплодную полемику.

Книга, опубликованная в 1953 г., содержала некоторые оригинальные мысли авторов, однако основная ее цель сводилась к тому, чтобы дать объективный обзор литературы по таксономии. В новой книге оригинальных материалов несколько больше, особенно по теории таксономии (гл. 4), по методам классификации (гл. 10) и по теории номенклатуры (гл. 13). Мы надеялись, что это делает книгу полезной даже для опытного работника, не уменьшая ее ценности для начинающего. Что касается теории номенклатуры и процедуры классификации, то они нигде в литературе всесторонне не рассматривались. Для удобства читателей в гл. 12 включен основной текст Международного кодекса зоологической номенклатуры.

Чтобы компенсировать значительное увеличение объема книги, вызванное внесением в нее новых материалов, мы постарались сократить изложение тех вопросов, которые хорошо разобраны в недавних публикациях. Например, в новом Кодексе зоологической номенклатуры настолько подробно рассматривается образование научных наименований (в приложении D), что представлялось целесообразным исключить эту тему из нового издания. Подобным же образом, поскольку в переработанном издании «Количественной зоологии» Симпсона, Роэ и Левонтина (1960) очень хорошо изложены важные для систематики вопросы статистики, оказалось

возможным радикально сократить соответствующий раздел в этой книге. Появление за последнее время нескольких книг, посвященных научным иллюстрациям и технике рисунка (гл. 11), позволило сократить раздел, относящийся к этому предмету.

Наконец, как ни важно для таксономиста понимать закономерности эволюционного процесса, рассматривать их в данной работе не было необходимости, поскольку автор в 1963 г. опубликовал книгу, специально посвященную проблемам эволюции (Э. Майр, «Зоологический вид и эволюция»). В исчерпывающей библиографии этой книги можно найти основные работы по теории эволюции, и именно поэтому на нее делается так много ссылок в данной работе.

*Эрнст Майр*

## Глава I

# ТАКСОНОМИЯ КАК НАУКА

Многообразие живых существ поразительно. Сейчас уже описано около одного миллиона видов животных и полмиллиона видов растений, а число еще не описанных видов, населяющих ныне Землю, составляет, по разным оценкам, от 3 до 10 миллионов<sup>1</sup>. Число вымерших видов, в соответствии с имеющимися данными, можно оценить в полмиллиарда. Каждый вид может быть представлен многими различными формами (половые, возрастные и сезонные формы, морфы и другие феноны). Управиться со всем этим огромным разнообразием было бы совершенно невозможно, если бы оно не было упорядочено и классифицировано. Зоологическая систематика пытается привести в систему разнообразие животного мира и разработать методы и принципы, позволяющие решить эту задачу.

### *1.1. Таксономия и систематика*

В разные исторические периоды изучение разнообразия органического мира, как и любая другая отрасль науки, преследовало разные цели, и круг исследуемых вопросов с течением времени все более расширялся. Детальный исторический очерк будет дан в гл. 4, но несколько предварительных замечаний следует сделать уже сейчас, чтобы объяснить тонкие изменения в значении общепотребительных терминов (например, термина «систематика»).

В древности люди стремились найти некий естественный порядок (космос), который позволил бы объяснить непостижимое разнообразие явлений природы. Они пытались вскрыть истинную «природу» вещей и подходили к классификации неодушевленных предметов и живых существ, пользуясь методами логики. Основное назначение любой классификации того времени состояло в том, чтобы

---

<sup>1</sup> По вопросу о числе видов существуют разные точки зрения. См., например, В. Г. Гептнер, О числе видов фауны СССР и об отношении ее к мировой фауне, Зоол. журн., 35, в. 12, стр. 1780—1790, 1956 (есть литература). — *Прим. ред.*

служить ключом для определения, и философские взгляды первых таксономистов вполне соответствовали таким чисто утилитарным целям. После 1859 г., когда разнообразие органического мира стали рассматривать как результат эволюционной дивергенции, эти цели изменились, а круг интересов таксономиста расширился. Таксономиста уже не удовлетворяло одно лишь составление определительных ключей, теперь он рассматривал группы сходных организмов как потомков общих предков, и у него неизбежно возник интерес к исследованию путей и причин эволюционных изменений.

Кроме того, поскольку эволюируют живые организмы, таксономист все больше становится исследователем живых организмов, особенно в природной обстановке. Полевые исследования в свою очередь показали, что особенности экологии и поведения часто могут оказаться гораздо более важными таксономическими признаками вида, чем морфологические различия музейных экземпляров. Незаметно начала возникать новая ветвь биологии — *исследования разнообразия организмов*.

Конечным результатом этого процесса явилось убеждение, что мир таксономиста гораздо обширнее, чем казалось раньше. Это сказалось на определениях терминов «таксономия» и «систематика». До самого недавнего времени эти термины обычно рассматривались как синонимы. Теперь стало целесообразно ограничить термин *таксономия* его принятым смыслом, а *систематику* определять более широко как изучение органического разнообразия.

Термин *таксономия* происходит от греческих слов *таксис* (расположение) и *номос* (закон) и впервые, в его французской форме, был предложен де Кандолем (1813) для теории классификации растений. Он аналогичен таким терминам, как «астрономия», «агрономия», «экономия» и т. д., правильно образован и не нуждается в исправлениях. В соответствии с современными представлениями лучше всего дать ему следующее определение: *таксономия есть теория и практика классификации организмов*.

Термин *систематика* происходит от латинизированного греческого слова *systema*, в применении к системам классификации, созданным первыми натуралистами, в частности Линнеем (*Systema naturae*, 1-е изд., 1735). Мы будем руководствоваться новым определением Симпсона (1961): «*Систематика есть научное исследование различных организмов, их разнообразия, а также всех и каждого взаимоотношений между ними*» или, проще, «*систематика есть наука о разнообразии организмов*». Слово «взаимоотношение» (*relationship*) используется не в узком филогенетическом смысле, а понимается широко и включает все биологические взаимоотношения между организмами. Этим объясняется возникновение столь обширной области общих интересов у систематики, эволюционной биологии, экологии и биологии поведения.

*Место систематики в биологии.* Систематика занимает особое место среди биологических наук, изучая главным образом разнообразие организмов. Во всех отраслях функциональной биологии внимание концентрируется на основных процессах и механизмах, общих для всех или для большинства организмов. Отсюда — редуccionистская тенденция на клеточном и на молекулярном уровнях, стремление привести все к общему знаменателю, разобрать на универсальные кирпичики. Если бы все биологи преследовали эту цель, биология стала бы чрезвычайно однобокой. Именно систематик, которого интересует своеобразие организмов и систем в целом и который настаивает на существовании своеобразия, способствует сохранению равновесия. Одна из главных задач систематики состоит в том, чтобы определить путем сравнения специфические особенности каждого вида и каждого таксона более высокого ранга. Другая ее задача — выяснить, какие свойства являются общими для тех или иных таксонов и каковы биологические причины возникновения различия и сходства признаков. Наконец, систематика изучает изменчивость внутри таксонов. Во всех этих отношениях систематика занимает особое положение среди биологических наук, и ни одна из них не могла бы ее заменить. Благодаря классификации разнообразие органического мира становится доступным для изучения другим биологическим дисциплинам. Без нее смысл большей части результатов, полученных в других отраслях биологии, оставался бы неясным.

Систематика имеет дело с популяциями, видами и высшими таксонами. Никакая другая отрасль биологии не рассматривает в подобном аспекте этот уровень организации органического мира. Систематика не только поставляет насущно необходимую информацию об этом уровне, но, что еще более ценно, развивает способ мышления, способ подхода к решению биологических проблем, чрезвычайно важный для биологии в целом (Майр, 1968).

Сегодня, как и во все времена, возникают вопросы, касающиеся основных целей таксономии. Не стала ли таксономия лишней в результате развития других отраслей биологии? Не окажутся ли тщетными попытки строить классификацию, основанную на эволюционном принципе? Соответствует ли своему информационному назначению метод биномиальной номенклатуры? Хотя порой эти вопросы задают скорее для того, чтобы накалить страсти, нежели чтобы способствовать выяснению сути дела, таксономист пренебрег бы своими обязанностями, если бы не дал на них прямого ответа. Стимулируют, а может быть, даже бросают вызов работы Миченера (1963), Эрлиха (1964), Констанса (1964) и Роллинса (1965). При вдумчивом чтении текущей биологической литературы у таксономиста создается впечатление, что никогда еще потребность в хорошо разработанной научной систематике не была столь велика, как в настоящее время. Существоющим редуccionистским

тенденциям необходимо противопоставить твердое убеждение в том, что живая природа разнообразна, что это разнообразие — подлинно биологическое качество живых организмов. Как бы ни было правомочно исследование того общего, что есть в организмах (и что в значительной мере является физикой и химией организмов), столь же правомерно изучение специфических признаков таксонов всех уровней вплоть до видов. А именно этим и занимается таксономист.

## 1.2. Термины и определения

В зоологической систематике, как и в любой науке, четкое определение терминов значительно уменьшает опасность недоразумений. Термины, часто используемые в данной книге, такие, как «вид», «тип», «политипический» и т. д., будут тщательно определены в соответствующих главах; здесь же мы рассмотрим некоторые термины, имеющие отношение ко всем главам.

Термины *таксономия* и *систематика* были определены выше. Остается термин *классификация*, частично перекрывающийся с таксономией. Это слово используется в двух разных значениях. Чаще всего оно означает результат деятельности таксономиста — классификацию приматов или пчел. Однако этот же термин используется для обозначения процесса классификации: «Зоологическая классификация — это разделение животных на группы (или серии) на основании их взаимоотношений» (Симпсон, 1961). В этом смысле классификация в значительной степени соответствует тому, что иногда называют *бета-таксономией*. Употребление термина в обоих значениях настолько вошло в жизнь и конкретный смысл так легко понять из контекста, что было бы бесполезно и непрактично стремиться ограничить употребление термина «классификация» только одним из этих значений. Некоторое перекрывание терминов *систематика*, *таксономия* и *классификация*, видимо, неизбежно и не обязательно вредно.

Процесс *классификации* совершенно отличен от процесса определения. Классифицируя, мы располагаем в определенном порядке популяции и группы популяций на всех уровнях, используя индуктивный метод; производя определение, мы устанавливаем место отдельных индивидуумов в ранее выделенных классах (таксонах). (Относительно теории см. 4.3.1; о практике определения см. 6.3.)

*Зоологическая номенклатура* есть присвоение определенных названий каждой из групп, признаваемых зоологической классификацией. Правилам номенклатуры и их толкованию посвящены гл. 12 и 13.

Наиболее важные аспекты классификации — объединение организмов в группы и присвоение этим группам определенного ранга (гл. 10). Для этих операций крайне важно, чтобы термины были

точными и недвусмысленными. Великолепный анализ используемых при этом терминов дает Симпсон (1961, стр. 16—21; 1963).

Прежде в таксономической литературе часто путали зоологические объекты, коими служат группы популяций, с их рангом в иерархии таксономических категорий. Между тем это два совершенно разных явления. В повседневной жизни мы встречаемся с более или менее аналогичной ситуацией: Фред Смит — это конкретное лицо, а «капитан» (или «ассистент») — его ранг в иерархии уровней.

*Таксон.* Слова «лазоревые птицы», «дроздовые», «певчие птицы» или «позвоночные» обозначают группы организмов. Это конкретные объекты зоологической классификации. Каждая такая группа популяций называется *таксоном*, если, по мнению зоолога, она достаточно обособлена, чтобы ее можно было формально возвести в определенный ранг иерархической классификации. Как указывает Симпсон: «Таксон есть группа реальных организмов, признаваемая формальной единицей на каком-либо определенном уровне иерархической классификации». Ту же мысль можно выразить следующим образом: «*Таксон есть таксономическая группа любого ранга, которая достаточно обособлена, чтобы ей можно было присвоить определенную категорию*». Это определение привлекает внимание к тому обстоятельству, что границы между данным таксоном и другими таксонами того же ранга нередко зависят от суждений устанавливающего их таксономиста.

Следует подчеркнуть два момента. Во-первых, таксон всегда подразумевает конкретные зоологические объекты; так, *вид вообще* не есть таксон, но данный вид, например странствующий дрозд (*Turdus migratorius*), представляет собой таксон. Во-вторых, таксон должен быть формально признан систематиками. Например, внутри любого большого рода могут быть отмечены группировки видов. Эти группировки являются таксонами только в том случае, если они формально выделены, например, в самостоятельные подроды. Подобным же образом, демы и географические изоляты становятся таксонами только в том случае, если они формально выделены в самостоятельные подвиды.

Мы говорим о высших таксонах, таких, как дроздовые, птицы или позвоночные, и о низших таксонах, таких, как лазоревые птицы или дрозды. Таксономист обычно классифицирует таксоны видового ранга. Однако, как это будет показано в следующих главах, большинство таксонов внутренне неоднородны. Вследствие сезонной и возрастной изменчивости, полового диморфизма и генетического полиморфизма часто самое трудное в классификации — это установить, какие объекты принадлежат к данному таксону видового ранга.

*Фенон.* Первый шаг в классификации заключается в том, чтобы выделить достаточно однородные выборки и распределить их по

таксонам на уровне вида. Общепринятого рабочего термина для обозначения *фенотипически достаточно однородной выборки* не существует, но такую выборку можно назвать *феноном* — термин, введенный Кэмпом и Джилли (1943) для фенотипически гомогенных выборок на уровне вида. Самцы и самки часто принадлежат к разным фенонам, а в случае видов-двойников, напротив, возможна ситуация, когда несколько видов принадлежат к одному и тому же фенону. Иногда для обозначения того, что здесь именуется феноном, использовали термин *морфологический вид*, создавая тем самым известную путаницу. Принятие рабочего термина для обозначения фенотипически однородной выборки значительно облегчает описание процедуры таксономического исследования. Введение такого термина особенно важно для численной таксономии. Сокал и Снит (1963) используют термин «фенон» в совершенно ином значении. Таксономической обработке фенонов посвящены гл. 8 и 9.

*Категория* обозначает ранг или уровень в иерархической классификации. *Это класс, членами которого являются все таксоны, имеющие данный ранг.* Например, видовая категория — это класс, членами которого являются все таксоны видового ранга.

Ясное понимание значения термина «категория» базируется на понимании иерархической классификации, которая будет описана в гл. 5. Такие термины, как *вид, род, семейство* и *отряд*, обозначают категории. Таким образом, категория — абстрактный термин, наименование некоторого класса, в то время как таксоны, относимые к этим категориям, — конкретные зоологические объекты. До того как в литературу ввели слово «таксон», термин «категория» часто без разбору применяли для обозначения как группы, так и ранга.

Гизелин (1966а) предлагает в целях дальнейшего устранения путаницы более точно применять глаголы, относящиеся к терминам «категория» и «таксон». Поскольку мы даем определения слов, мы вправе дать определения категорий, таких, как вид или род. Таксоны же представляют собой объекты, а объекты мы можем лишь описывать (или разделять), но не можем давать им определения. Если иметь в виду это различие, то автоматически теряют смысл многие споры об «определении вида».

Более детальное рассмотрение теории классификации и значения принятых терминов можно найти у Грегга (1954), Бекнера (1959), Кэйна (1958, 1962), Симпсона (1961, 1963) и у Бака и Халла (1966).

### **1.3. Вклад систематики в биологию**

Рассмотрение вклада систематики в другие отрасли биологии и ее значения для человечества в целом помогает составить представление о сфере ее деятельности.

Крупнейшие специалисты во многих областях биологии признавали полную зависимость этих областей от таксономии. Элтон (1947) утверждал это в отношении экологии:

Объясняя начинающему экологу значение систематики для экологии, следует подчеркивать вновь и вновь, сколь сильно развитие экологии зависит от правильного определения материала и наличия хорошо разработанной систематики для всех групп животных. Систематика — главная основа любого исследования; без нее эколог беспомощен и вся его работа может оказаться бесполезной.

Ни одно научное экологическое исследование не может быть выполнено без самого тщательного определения всех видов, имеющих экологическое значение. Подобным же образом зависят от таксономии и другие области исследований. Вся геологическая хронология и стратиграфия зависит от правильного определения руководящих ископаемых видов. Даже биолог-экспериментатор понял, сколь велика необходимость в добротной таксономии. Существует немало родов с двумя, тремя или более видами, очень похожими один на другой. Такие виды часто сильнее различаются по своим физиологическим или цитологическим признакам, чем по внешним морфологическим признакам. Каждый биолог вспомнит примеры, когда два исследователя пришли к совершенно различным выводам относительно физиологических особенностей некоторого «вида», так как на самом деле один из них работал с видом *a*, а другой — с видом *b*. Сравнительная биохимия жизненно заинтересована в добротной классификации. Эволюция молекул — область молекулярно-биологических исследований, значение которой все более возрастает, — может быть понята только на фоне разумной классификации. Только консультируясь с таксономистом, биохимик сможет решить, какие организмы могли бы дать ключ к познанию важных стадий эволюции молекул.

Одно из основных достоинств добротной классификации — ее прогностическая ценность. Она дает возможность переносить выводы, сделанные на основании исследования известных признаков, на признаки, ранее не изучавшиеся. Анализ нескольких видов, обдуманно выбранных из разных групп естественной системы, может обеспечить нас большей частью необходимой информации о распространенности нового фермента, гормона или каких-либо особенностей метаболизма. Многих животных нельзя содержать в лаборатории, другие не размножаются в неволе. И в этом случае хорошая система позволит сделать всевозможные экстраполяции, основанные на генетически хорошо известных типах. (Ценность этих заключений ограничивается, конечно, тем, что каждый вид представляет собой уникальную систему.) Систематик может заполнить многие пробелы в наших знаниях, которые не могут заполнить специалисты, работающие в экспериментальных отра-

слях биологии. В последние годы все более тесным становится сотрудничество таксономистов и исследователей, занимающихся иммунологией, сравнительной биохимией, сравнительной физиологией и изучением поведения животных.

Здесь следует особо выделить некоторые области исследований, в которые таксономия внесла значительный вклад.

**1.3.1. Прикладная биология.** Вклад таксономии в прикладные науки был как прямым, так и косвенным. Это относится к медицине, здравоохранению, сельскому хозяйству, охране природы, рациональному использованию природных ресурсов и т. д. С позиций таксономии часто удавалось найти ключ к решению сложных проблем прикладной энтомологии. Хорошим примером служит известный случай из области эпидемиологии малярии. Предполагаемый переносчик в Европе — малярийный комар *Anopheles maculipennis* Meigen — был отмечен по всему континенту, а между тем малярия не выходила за пределы довольно ограниченных районов. Крупные суммы денег были затрачены впустую, так как никто не понимал, какова связь между распространением комара и распространением малярии. Тщательные таксономические исследования, суммированные Хеккетом (1937) и Бэтсом (1940), позволили в конце концов разобраться в этой ситуации. Оказалось, что комплекс *maculipennis* состоит из нескольких видов-двойников, различающихся по местам обитания и по биологии размножения, и что лишь некоторые из них переносят малярию в данной области. Эти новые сведения позволили сосредоточить истребительные мероприятия именно в тех местностях, где они могли дать наибольший эффект.

В связи с тем что биологическим мерам борьбы с насекомыми-вредителями снова стали уделять все больше и больше внимания, точное определение родины этих насекомых и состава их паразитофауны вновь приобрело столь же большое значение, как и до того короткого периода, когда энтомологи, по крайней мере некоторые, полагали, что вполне могут управлять численностью насекомых с помощью пестицидов.

Пембертон (1941) приводит яркий пример, показывающий, насколько велико значение коллекций насекомых, собранных для таксономических исследований, при разработке биологических мер борьбы с вредителями. Лет двадцать назад долгоносик *Syagrius fulvotarsis* Pascoe стал причинять очень большой вред папоротникам *Sadleria* в одном из лесных заповедников на острове Гавайи, и стало необходимым вести с ним борьбу. В энтомологической литературе не было сведений о находках этого вида где-либо за пределами Гавайи, кроме как в оранжереях Австралии и Ирландии. Эти данные, разумеется, не позволяли установить, где находится его родина. Однако в 1921 г. Пембертон, находясь в Австралии и занимаясь другими вопросами, имел возможность

изучить старую частную коллекцию насекомых в Сиднее, в которой среди других жуков он обнаружил один-единственный экземпляр *Syagrius fulvitaris* с указанием даты — 1857 г. — и местности в Австралии, где он был собран. Это дало ключ к решению проблемы, так как при обследовании указанных на этикетке лесистых районов была обнаружена небольшая популяция жуков и более того — паразит из сем. Вгасоnidae, нападающий на их личинки. Паразиты были немедленно собраны для отправки на Гавайи, и укоренение их повлекло за собой удовлетворительное снижение численности вредителя. Таким образом, данные этикетки, приложенной к единственному экземпляру насекомого в 1857 г. в Австралии, непосредственно способствовали успеху биологических мер борьбы с этим вредителем на острове Гавайи спустя 65 лет.

Клаузен (1942) и Саброски (1955) подробно описали некоторые успехи в проведении биологических мер борьбы, достигнутые благодаря таксономии, а также чрезвычайно дорогостоящие неудачи, имевшие причиной неверные определения.

**1.3.2. Систематика и теоретическая биология.** Практические функции таксономии часто подчеркивают столь усердно, что при этом упускают из виду важный вклад систематики в создание теоретических концепций биологии. Например, мышление в популяционных понятиях проникло в биологию через таксономию (Майр, 1963), и в сущности таксономия — один из двух истоков популяционной генетики (гл. 3). Таксономисты ответили на вопрос о том, как происходит увеличение числа видов; им принадлежит главная заслуга в объяснении структуры видов и эволюционной роли периферических популяций. Именно таксономисты продолжали отстаивать значение естественного отбора в период, когда ранние менделисты решили, что мутационный процесс сводит на нет роль естественного отбора как фактора эволюции. Такие таксономисты, как Г. Бэтс и Ф. Мюллер, значительно содействовали пониманию мимикрии и связанных с ней эволюционных явлений. Таксономисты и натуралисты в тесном контакте с таксономией способствовали развитию этологии и изучению филогении поведения. Кроме того, таксономисты постоянно противодействуют редуционистским тенденциям, в столь значительной степени доминирующим в функциональной биологии. Они помогают, таким образом, сохранить равновесие в биологической науке. (О статусе таксономии см. также Симпсон, 1962а.)

*Роль таксономии.* Роль таксономии в биологии можно в итоге представить следующим образом:

1. Она дает нам яркую картину разнообразия органического мира на нашей планете и является единственной наукой, которая этим занимается.

2. Она дает значительную часть информации, позволяющей воссоздать филогению жизни.

3. Она вскрывает многочисленные интересные эволюционные явления, побуждая другие отрасли биологии исследовать их причины.

4. Она служит почти единственным источником информации для целых отраслей биологии (например, для биогеографии).

5. Она поставляет классификации, имеющие большую эвристическую и познавательную ценность в большинстве отраслей биологии, например в эволюционной биохимии, иммунологии, экологии, генетике, этологии, исторической геологии.

6. Она необходима при изучении организмов, имеющих хозяйственное или медицинское значение.

7. Она, в лице своих передовых представителей, приходит к важным теоретическим обобщениям (таким, как мышление в популяционных понятиях), к которым было бы трудно подступиться с позиций экспериментальной биологии. Таким образом, она в значительной мере содействует расширению биологии и достижению лучшего баланса внутри биологической науки в целом.

#### **1.4. Задачи таксономиста**

Некоторые зоологи имеют весьма смутное представление о функциях таксономиста. Некоторые лабораторные исследователи и экологи ограничивают его роль чисто практической работой. По их мнению, таксономист должен довольствоваться определением материала и составлением определительных таблиц. Кроме того, он должен содержать в порядке свои коллекции, описывать новые виды и надлежащим образом этикетировать каждый экземпляр. Согласно этой точке зрения, систематика заключается в простом распределении коллекционных экземпляров по коробкам.

В действительности систематика — это один из основных разделов биологии, в основе своей более широкий, чем генетика или биохимия. В ее функции входит не только вспомогательная работа по определению и классификации, но и сравнительное изучение организмов во всех аспектах, а также интерпретация роли низших и высших таксонов в природных системах и в эволюции. Это синтез разнообразных знаний, теория и метод, применимые во всех аспектах классификации. Конечная цель систематики состоит не только в том, чтобы описать разнообразие живой природы, но и в том, чтобы способствовать его пониманию.

Современный таксономист — отнюдь не простой хранитель коллекции. Это хорошо подготовленный натуралист, который изучает экологию и поведение вида в естественных условиях. Большинство молодых систематиков получили основательную подготовку в различных областях биологии, в том числе в генетике. Этот опыт как полевой, так и лабораторной работы дает им прекрасную основу для более глубоких исследований.

Процесс классификации складывается из двух основных процедур, каждая из которых в свою очередь состоит из двух отдельных стадий (см. также гл. 10).

**1.4.1. Выделение совокупностей.** Первая задача систематика — выделить ту долю разнообразия индивидуумов, которую он обнаруживает в легко различимых и внутренне гомогенных группах, и установить твердые различия между этими группами. Каждая такая группа представляет собой фенон (см. 1.2). Фенон — это не обязательно популяция в биологическом смысле; это может быть смещенная выборка из популяции (самцы, молодые особи, морфы и т. д.), или (в случае видов-двойников) — смесь нескольких популяций, или, наконец, в случае географически гетерогенного материала, — даже смесь нескольких подвидов.

Вторая задача — отнесение фенонов к тому или иному виду — низшему из таксонов, обычно используемых в классификации (гл. 9). В большинстве групп животных известны примеры, когда несколько фенонов, относящихся к одному биологическому виду, были описаны и обозначены как виды. В некоторых группах специалисты до сих пор не смогли полностью установить принадлежность к тому или иному виду особей разного пола (например, у оснемок), разных каст (например, у муравьев) или поколений (например, у трематод). В некоторых группах используются разные определительные схемы для личинок и для взрослых особей. Эти схемы не следует называть биологическими классификациями, поскольку мы как биологи классифицируем виды, тогда как личинки и взрослые особи представляют собой лишь разные фенотипические выражения одного и того же генотипа.

После того как основные единицы выделены, необходимо снабдить их идентификационными символами, «именами», чтобы облегчить общение между зоологами. Как и в других системах связи, два наиболее важные качества таких имен — универсальность и стабильность (гл. 12).

**Инвентаризация видов.** Даже эта первая задача таксономиста — выделение и описание видов — становится тем грандиознее, чем больше увеличиваются наши знания. Линней в 1758 г. описал 4162 вида животных, Мёбиус в 1898 г. составил перечень 415 600 рецентных видов. В настоящее время это число, вероятно, перевалило за миллион.

#### ЧИСЛО ВИДОВ В ОСНОВНЫХ ТАКСОНАХ ЖИВОТНЫХ

ANIMALIA (ныне живущие) . . . . .	1 071 000
Protozoa . . . . .	28 350
Sarcomastigophora . . . . .	17 650
Mastigophora . . . . .	6 000
Opalinata . . . . .	200

Sarcodina . . . . .	11 450
Sporozoa . . . . .	3 600
Cnidospora . . . . .	1 100
Ciliophora . . . . .	6 000
<b>Mesozoa</b> . . . . .	50
<b>Porifera</b> . . . . .	4 800
<b>Coelenterata (Cnidaria)</b> . . . . .	5 300
<b>Ctenophora</b> . . . . .	80
<b>Platyhelminthes</b> . . . . .	12 700
Turbellaria . . . . .	3 000
Trematoda . . . . .	6 300
Cestoda . . . . .	3 400
Gnathostomulida . . . . .	45
<b>Entoprocta (Kamptozoa)</b> . . . . .	75
<b>Nemertinea</b> . . . . .	800
<b>Aschelminthes (Nemathelminthes)</b> . . . . .	12 500
Gastrotricha . . . . .	170
Rotatoria . . . . .	1 500
Nematoda . . . . .	10 000
Nematomorpha . . . . .	230
Kinorhyncha . . . . .	100
Acanthocephala . . . . .	500
<b>Priapulida</b> . . . . .	8
<b>Mollusca</b> . . . . .	107 250
Polyplacophora (Loricata) . . . . .	1 000
Aplacophora (Solenogastres) . . . . .	150
Monoplacophora . . . . .	3
Gastropoda . . . . .	80 000
Scaphopoda . . . . .	350
Bivalvia (Lamellibranchia) . . . . .	25 000
Cephalopoda . . . . .	750
<b>Sipunculida</b> . . . . .	250
<b>Echiurida</b> . . . . .	150
<b>Annelida</b> . . . . .	8 500
<b>Onychophora</b> . . . . .	70
<b>Tardigrada</b> . . . . .	350
<b>Pentastomida (Linguatulida)</b> . . . . .	65
<b>Arthropoda</b> . . . . .	838 000
Chelicerata . . . . .	57 500
Merostomata (Xiphosura) . . . . .	4
Arachnida . . . . .	57 000
Pantopoda (Pycnogonida) . . . . .	500
Mandibulata . . . . .	780 500
Crustacea . . . . .	20 000
Chilopoda . . . . .	2 800
Diplopoda . . . . .	7 200

Pauropoda . . . . .	380
Symphyla . . . . .	120
Insecta . . . . .	750 000
<b>Lophophorata (Tentaculata)</b> . . . . .	3 750
Phoronidea . . . . .	18
Bryozoa . . . . .	3 500
Brachiopoda . . . . .	230
<b>Hemichordata (Branchiotremata)</b> . . . . .	80
<b>Echinodermata</b> . . . . .	6 000
Echinozoa . . . . .	1 750
Holothuroidea . . . . .	900
Echinoidea . . . . .	850
Crinozoa . . . . .	650
Asterozoa . . . . .	3 600
Somasteroidea . . . . .	1
Asteroidea . . . . .	1 700
Ophiuroidea . . . . .	1 900
<b>Pogonophora</b> . . . . .	100
<b>Chaetognatha</b> . . . . .	50
<b>Chordata</b> . . . . .	43 000
Tunicata . . . . .	1 300
Cephalochordata . . . . .	25
Vertebrata . . . . .	41 700
Agnatha . . . . .	50
Chondrichthyes . . . . .	550
Osteichthyes . . . . .	20 000
Amphibia . . . . .	2 500
Reptilia . . . . .	6 300
Aves . . . . .	8 600
Mammalia . . . . .	3 700

---

Всего приблизительно

1 071 000

Следует помнить, что все оценки или подсчеты содержат ошибки, имеющие два источника, один из которых, к счастью, имеет тенденцию уравновешивать другой. Во-первых, во всех группах животных та или иная часть существующих видов еще не описана. Во-вторых, в мало изученных группах так называемое число видов — это всего лишь число зарегистрированных названий. В него входит немало синонимов и наименований географических рас, которые продолжают учитывать как хорошие виды.

Общее число ныне живущих видов (включая нематод, клещей и простейших) оценивают в 5 и даже 10 млн. Число вымерших видов, по имеющимся оценкам, в 50 или 100 раз больше (Кэйно, 1954). Пока описан лишь один на каждые 5000 вымерших видов. В одной

лишь группе простейших Foraminifera к 1964 г. было описано 28 000 видов. Саброски в 1953 г. насчитывал 685 000 видов насекомых, и если предположить, что за год прибавляется примерно по 6000 видов, то сейчас это число, вероятно, приблизилось к 750 000.

Существенное значение имеет то обстоятельство, что до сих пор продолжают открывать некоторые замечательные новые формы. К ним относится единственная дожившая до нашего времени кистеперая рыба *Latimeria*, открытая в 1938 г.; примитивный моллюск, *Neopilina*, описанный в 1956 г.; тип Pogonophora, включающий более 100 видов, описанных большей частью после 1950 г.; группа Cephalocarida, открытая в 1955 г., и Gnathostomulida, открытые в 1956 г. Некоторые из этих открытий оказали большое влияние на наши представления о филогении.

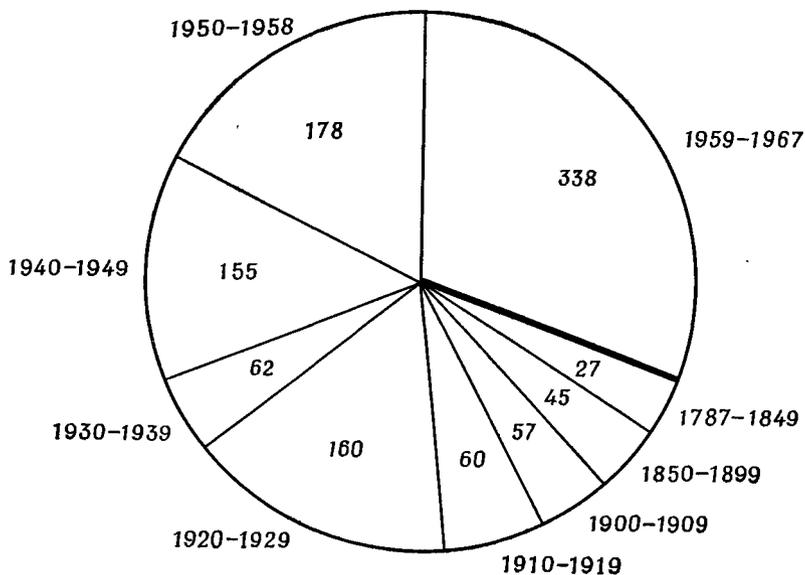
Составление списков видов в разных группах завершено в разной степени. Несомненно, описано 99% всех ныне живущих видов птиц и, по всей вероятности, более 90% видов млекопитающих и рептилий. Однако имеются плохо изученные группы членистоногих, простейших и морских беспозвоночных, в которых пока что описано менее 10% всех существующих видов. Конечно, все это лишь приблизительные оценки, поскольку подлинными данными никто не располагает.

Среди неспециалистов лишь немногие понимают, как плохо изучено большинство групп животных в таксономическом отношении. Яркая иллюстрация этого представлена работой Ремане по микроскопической морской фауне Кильской бухты — области, считавшейся ранее хорошо изученной. В результате тщательных исследований с применением новых методов Ремане за 10 лет нашел 300 новых видов, в том числе представителей 15 новых семейств. Саброски (1950) отметил, как плохо изучена большая часть североамериканской фауны насекомых. Многие так называемые «обычные виды» в действительности представляют собой целые комплексы не замеченных ранее хороших видов. Такова ситуация в умеренной зоне. В тропиках выделение видов отстает еще больше; часто при ревизии рода приходится выделять множество новых видов.

Для завершения этой части работы потребуется труд еще нескольких поколений таксономистов. Учитывая ограниченное число специалистов, нельзя рассчитывать, например, что удастся решить все проблемы таксономии клещей в ближайшие 30 лет. Можно не сомневаться, что в течение ближайших десятилетий большая часть фауны клещей мира не будет собрана, названа и классифицирована. То же самое, вероятно, справедливо для большинства групп животных. К сожалению, за время жизни следующего поколения во всех частях земного шара вследствие уничтожения мест обитания вымрут буквально тысячи видов до того, как их удастся собрать и дать им научное описание.

**1.4.2. Группирование и распределение по рангам (ranking).** Распознавание и тщательное описание видов составляют лишь первый этап классификации. Если бы таксономист на этом остановился, он вскоре столкнулся бы с хаотическим накоплением видовых названий. Отсюда вторая задача таксономиста — расположить виды в определенной системе. Он должен объединить их в мелкие и крупные совокупности родственных таксонов видового ранга и высших таксонов и расположить их в соответствии с иерархией категорий. Другими словами, он должен произвести классификацию (см. гл. 4 и 10).

**Хранение информации.** Вероятно, ни в одной другой области науки хранение информации и ее последующее извлечение не сопряжены с такими трудностями и не имеют такого важного значения, как в таксономии. Невозможно подготовить надежную ревизию или монографическое описание какого-либо высшего таксона, не составив предварительно перечень всех описанных видов. *Mutatis mutandis* это справедливо для любой операции в бета- и гамма-таксономии. Положение осложняется тем, что трудно указать другую область исследования, в которой литература была бы до такой степени разбросана. Чем больше описывается видов и чем больше людей занимается таксономией, тем сложнее становится эта проблема.



Фиг. 1. Число новых видов рода *Drosophila*, описанных в различные периоды. За последние 18 лет было описано почти столько же новых видов (516), сколько за предшествующие 163 года (566 видов).

Вряд ли можно сомневаться, что решение этой проблемы неизбежно сопряжено с использованием для хранения информации электронных вычислительных машин. Вероятно, каждый таксономист тратит больше времени на поиски и получение литературы, чем на оригинальные исследования. Это настолько привычно, что принимается как нечто само собой разумеющееся, и в сущности никто не пытается обратить внимание на ужасающую неэффективность этого метода исследования. Кодирование всей таксономической информации для хранения в машине обойдется очень дорого, но в конце концов, вероятно, значительно дешевле, чем напрасная трата времени, с которой приходится сейчас мириться таксономисту. Какие бы новые виды информации ни потребовались таксономисту — будь то данные о поведении, цитологические, биохимические или экологические данные, — он скоро будет совершенно завален ею, если в самое ближайшее время не будут найдены новые методы хранения и извлечения этой информации.

**1.4.3. Биологическая систематика.** Задачи таксономиста не ограничиваются разработкой классификации. Согласно Симпсону, определившему систематику как «научное исследование различных организмов, их разнообразия и всех и каждого взаимоотношений между ними», систематик изучает живые организмы во всех аспектах. Его интересует нечто большее, чем просто описание; как исследователь он рассматривает сущность явлений и изучает причинные связи. Процесс видообразования, факторы эволюции, структура природных популяций, биогеография — все это представляет интерес для таксономиста, и он сделал важные вклады во все эти отрасли биологической науки. Можно даже утверждать, что все они являются частью систематики. Вся широкая область сравнительной зоологии входит в круг интересов таксономиста. Работы в этой области иногда обозначаются как гамма-таксономия.

*Стадии классификации.* Классификация данной таксономической группы проходит разные стадии созревания. На первой стадии, часто называемой *альфа-таксономией*, основное внимание уделяется описанию новых видов и их предварительному разнесению по обширным родам. В *бета-таксономии* выясняются более тщательно взаимоотношения на уровне вида и на уровне высших категорий; основное внимание обращается на создание добротной классификации. На уровне гамма-таксономии внимание направлено главным образом на внутривидовую изменчивость, на разного рода эволюционные исследования и на выяснение причин органического разнообразия. Эти три уровня перекрываются и интерградируют, но переход от альфа- к гамма-таксономии явно прослеживается в истории таксономии любой группы. Конечно, даже в тех группах, которые таксономически изучены наиболее хорошо, существует необходимость в дополнительной работе на альфа- и бета-уровнях, однако истинная цель всякого биологически мыслящего таксоно-

миста — составить адекватное представление о группе, по которой он специализируется.

Гамма-таксономия имеет право на существование уже по одному тому, что причинное объяснение является частью любой науки, и зоологическая систематика не составляет исключения. Если бы систематика удовлетворялась простой каталогизацией разнообразия живого мира, она была бы лишь техникой, а не наукой.

**1.4.4. Стратегия таксономического исследования.** Подобно большинству других исследователей, таксономисту часто приходится решать, что делать дальше. Должен ли он сконцентрировать усилия на работе в альфа-таксономии, описывать новые виды и подготавливать каталоги имеющихся наименований? Должен ли он сосредоточиться на бета-таксономии и готовить фундаментальную ревизию или монографию, основанную на изучении всех включенных в данный таксон видов и в первую очередь всех типовых экземпляров и завершающуюся хорошо сбалансированной, тщательно обоснованной классификацией? Или, наконец, он должен посвятить себя каким-либо аспектам гамма-таксономии, например детальному изучению индивидуальной и географической изменчивости у какого-либо одного вида, основанному на многочисленных больших выборках из популяций, или исследованию поведенческих или химических признаков серии видов и т. п.? К этим вопросам можно подойти с разных сторон. Во-первых, в зависимости от степени изученности той группы, по которой специализировался данный исследователь, он сможет работать наиболее продуктивно либо на том, либо на другом из указанных уровней. Во-вторых, большинство специалистов избегает умственного утомления, чередуя различные подходы. После утомительной компиляции данных, необходимой для подготовки ревизии, исследование географической изменчивости у какого-либо одного вида на обширном материале, изучение живого материала или каких-либо аспектов распространения создает некоторую разрядку. Полевая систематика предлагает бесчисленное множество задач, которые представляются особенно привлекательными, если чередовать работу над ними с исследованиями на музейном материале.

Наконец, как указывал Гослайн (1965), на стратегию таксономиста в значительной степени влияет его собственное географическое положение. Одни проблемы можно наиболее успешно разрабатывать в небольшом учреждении, другие — в крупном национальном музее. Специалист, работающий в Вашингтоне, Лондоне или Ленинграде, несмотря на ряд имеющихся у него преимуществ, не сможет решить некоторые вопросы, в частности вопросы, касающиеся жизненных циклов, полового диморфизма, сезонности распределения, использования ниш, покровительственной или предохраняющей окраски, относительной частоты и т. п.; между тем

эти вопросы легко разрешимы для специалиста, находящегося в Тринидаде, Белене, Гонолулу, Лаэ, Куала-Лумпуре или Энтеббе. Посвятить свою жизнь составлению списка родовых названий, если находишься на тропической станции с бедной библиотекой, — едва ли не самая ошибочная стратегия, которую можно себе представить (между тем подобные примеры известны).

Некоторые несистематики в последнее время не раз предлагали упразднить большую часть таксономии, как «старомодную», «выработанную шахту» или «бесполезную», и вместо этого сосредоточить внимание на некоторых узких областях, таких, как сравнительная химия белков, поведенческая таксономия или принципы географической изменчивости. Сторонники такого узкого подхода забывают о том, что: 1) разнообразные подходы не исключают один другого; 2) для многих групп все еще имеется настоятельная необходимость в самой основной альфа-таксономии; 3) человек является одним из самых полиморфных видов. Одних исследователей увлекает использование электронных вычислительных машин, других — наблюдения за поведением; одних интересуют насекомые, других — рыбы; одни любят работать с книгами, другие — с пробирками, одни — с фиксированными экземплярами, другие — с живым материалом. Человеческий полиморфизм не поддается регламентации. Широта систематики предоставляет место исследователям с самыми разнообразными интересами и талантами.

Хорошее биологическое образование позволит исследователю решить, какие проблемы его волнуют больше всего. Естественная склонность приведет его к выбору той или иной области. И биологической науке пойдет только на пользу, если не слишком много исследователей данного поколения примкнет к одним и тем же модным направлениям.

Вопросы стратегии возникают также в связи с опубликованием результатов. Они рассматриваются в гл. 11.

## ***1.5. Систематика как специальность***

**1.5.1. Возможности и затруднения.** Вакансии для профессионального систематика существуют в музеях, университетах и в различных государственных учреждениях. В США в настоящее время таксономисты, вероятно, чаще занимают должности преподавателей в различных колледжах и университетах, чем работают в государственных учреждениях и музеях. Хорошо подготовленный систематик особенно подходит для чтения общего курса зоологии или биологии, поскольку он обладает теми широкими знаниями основ зоологии, морфологии, физиологии, генетики и экологии, на приобретение которых у других специалистов иногда не хватает времени. Вообще говоря, возможности для работы в таксономии значительно больше, чем обычно считают. Однако имеются и отри-

цательные стороны. Ситуация в прикладной систематике подвержена частым и резким изменениям. Когда была обнаружена важность *Fogampifega* для определения стратиграфического положения нефтеносных геологических формаций, спрос на микропалеонтологов так возрос, что, прежде чем его удалось удовлетворить, прошло несколько десятилетий; теперь же, когда в разведке нефти преобладают геофизические методы, спрос на микропалеонтологов резко снизился. Во времена господства химических мер борьбы с насекомыми спрос на хорошо подготовленных систематиков-энтомологов был невелик; а теперь, в связи с тем что вновь признана важность биологических мер борьбы, возросла потребность в квалифицированных систематиках-энтомологах. Недавняя активизация океанографических исследований выявила крайний недостаток в морских зоологах. Во многих музеях и университетах срочно были созданы новые вакансии для специалистов по морским беспозвоночным. Никто не может предсказать, где возникнет очередная потребность в таксономистах. Возможно, например, что институты молекулярной биологии начнут использовать таксономистов для консультаций по многочисленным эволюционным и таксономическим проблемам, с которыми сравнительная биохимия сталкивается на каждом шагу. Как и во всех областях биологии, для хороших работников всегда найдется место, несмотря на временные затруднения с устройством на работу.

По мере расширения поля деятельности таксономии в целом все более возрастала необходимость в таксономистах разного рода. Как справедливо сказал Розебум (1962): «Человек, обученный составлению программ для электронных машин, вряд ли захочет провести три или пять лет в джунглях Африки, изучая экологию *Anopheles gambiae*. Я сомневаюсь также, чтобы он согласился затратить это время на поиски какого-либо мелкого морфологического признака, подходящего для каких-то специальных измерений». Столь же маловероятно, чтобы человека, у которого хватит старательности на составление справочника или перечня названий, в равной мере интересовали сравнительное изучение поведения или биохимические исследования, и наоборот. Имеются таксономисты, которые лучше всего проводят популяционный анализ, тогда как другие поистине гениально оценивают признаки при классификации высших таксонов. Все эти таланты нужны, и обычно благодаря чрезвычайному разнообразию человеческих способностей и склонностей находится кто-то, чтобы заполнить каждую нишу.

Число чисто исследовательских вакансий в таксономии, как и в большинстве других отраслей науки, ограничено. Большая часть таксономистов зарабатывает себе на жизнь, работая в качестве преподавателей, кураторов музеев, сотрудников службы определения или в каких-либо отраслях прикладной биологии.

Другую группу таксономистов составляют «любители», т. е. государственные служащие, бизнесмены, адвокаты или врачи, для которых таксономические исследования — хобби. Роль любителя в систематике с течением времени изменялась. До тех пор пока считалось, что суть таксономии заключается в сборе коллекций и «именовании», почти любой человек, не имея никакой подготовки, мог стать специалистом по группе, изучение которой находилось еще на стадии альфа-таксономии. Однако по мере повышения качества таксономических исследований любитель типа филателиста терял почву под ногами. Вместе с тем, поскольку полевая систематика становится все более важной ветвью таксономии, для натуралиста-любителя открывается новая ниша. Он собирает данные о поведении и экологии, которые могут оказаться очень важными для таксономии. Работа лучших любителей иногда находится на столь же высоком уровне, как и работа хорошего профессионала. Принимая во внимание грандиозность задач, стоящих перед таксономией, следует признать, что эта наука развивалась бы медленно, если бы не самозабвенные любители.

Одно из самых интересных явлений, происходящих в настоящее время, — это стирание границ между «таксономистами» и «прочими биологами». Популяционные генетики, такие, как Стертевант, Добржанский, Карсон и Уилер, в высшей степени активно занимались разработкой классификации *Drosophila* и описанием новых видов. Герпетологи описали новые виды-двойники лягушек, анализируя их голоса. Энтомологи также открыли такие виды у цикад и кобылок. Экологи иногда проводят таксономические работы, чтобы придать большую полноту своим экологическим исследованиям. Буквально все таксономисты глубоко интересуются биогеографией, и большая часть наиболее существенных вкладов в эту область биологии была сделана таксономистами. Сейчас, когда выражение «таксономический признак» означает не только особенности морфологии, но относится к любого рода проявлению генотипа, наблюдается непрерывная трансгрессия между таксономией, физиологией, исследованиями поведения, генетикой, биохимией и т. д. Это активное взаимопроникновение выявилось на недавних симпозиумах (Леон, 1964; Хандлер, 1965; Брайсон и Фогель, 1965). Оно означает, что в таксономии найдется место для биологов с самыми разнообразными интересами. Даже исследователь, склонный к математике, может внести свой вклад в таксономию, применяя методы машинной обработки данных.

**1.5.2. Подготовка таксономиста.** Специальный курс методов и принципов таксономии — явление сравнительно новое. Раньше молодой таксономист учился как подмастерье у мастера. Вероятно, этим отчасти объясняется крайняя неравноценность таксономических работ в прошлом. Сегодня от таксономиста требуется столь широкая компетентность, что метод ученичества уже неприемлем.

Хорошо подготовленный таксономист должен иметь широкую подготовку в области зоологии, досконально знать сравнительную морфологию группы, по которой он специализируется, и свободно разбираться в генетике и эволюционной биологии. Он должен быть сведущ в статистических методах и, если это возможно, в использовании электронных вычислительных машин. При обсуждении таксономических признаков в гл. 7 перечисляются еще некоторые области биологии, в которых таксономист должен хорошо ориентироваться. Между прочим, можно добавить, что общие сведения о классификации животных должны быть не только полезной, но и необходимой частью снаряжения каждого биолога, независимо от области его специализации.

**1.5.3. Научные общества.** Систематики-зоологи в большинстве стран имеют свои научные организации. Некоторые из них объединяют всех систематиков, другие представляют собой специализированные общества, подобные Американскому союзу орнитологов, Американскому энтомологическому обществу или Обществу лепидоптерологов. Перечень таких обществ дает Блэквельдер (1967).

Все аспекты таксономии животных представлены в Обществе зоологической систематики — единственном обществе в США, объединяющем широкий круг систематиков и издающем журнал „Systematic Zoology“ («Зоологическая систематика»). Подобной организацией в Великобритании является Ассоциация систематиков, публикующая материалы симпозиумов.

Что касается общей систематики, то много соответствующих материалов публикуется также в журналах „Evolution“ («Эволюция»), „American naturalist“ («Американский натуралист») и „Ecology“ («Экология»), в Великобритании в „Journal of the Linnaean Society of London“ («Журнал лондонского Линнеевского общества»), а в ФРГ, начиная с 1963 г., в „Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung“ («Журнал зоологической систематики и эволюционных исследований»).

**1.5.4. Будущее систематики.** У систематика есть все основания оптимистически оценивать будущее своей науки, судя по ее развитию за последние несколько десятков лет. Симпсон (1945) это хорошо выразил, сказав, что систематика «одновременно самая элементарная и самая обобщающая часть зоологии: самая элементарная потому, что животных вообще невозможно изучать до тех пор, пока не создана хоть какая-то таксономия, а самая обобщающая, поскольку различные разделы [систематики] собирают, используют, суммируют и обобщают все, что известно о животных, об их морфологии, психологии или экологии».

Деятельность таксономиста в области упорядочения и классификации организмов будет необходима всегда, даже если общество неожиданно станет делать упор на прикладные аспекты науки. Всегда будет существовать потребность — и, как нам кажется,

даже растущая потребность — в исследовании органического разнообразия и его значения, так как ни одна другая дисциплина не дает нам столь больших знаний о мире, в котором мы живем, как систематика. И разве менее важно открывать неизвестные формы жизни на нашей собственной планете, чем наносить на карту звездного неба новые звезды?

Наш век досуга и автоматизации предоставляет беспримерные возможности для развития побочных интересов. Мало какое хобби дает такое удовлетворение, как занятие естественной историей, а наибольшую радость всегда приносят глубокие знания и правильное понимание. Мы согласны с Кроусоном (1958), что занятие таксономией не только доставляет удовольствие тем, кто ею занимается, но и внушает благоговение перед чудесами живой природы, которое должно быть частью мировоззрения каждого истинного человека.

**ЧАСТЬ ПЕРВАЯ**  
**ПРИНЦИПЫ**  
**ЗООЛОГИЧЕСКОЙ**  
**КЛАССИФИКАЦИИ**

Глава 2  
**КАТЕГОРИЯ ВИДА**

Двадцать или более категорий, которые таксономист использует при классификации, имеют различную ценность и разное значение. Они естественно распадаются на три группы:

1. Категория вида (гл. 2).
2. Категории для обозначения различных популяций внутри вида (= внутривидовые категории, гл. 3).
3. Категории для обозначения высших таксонов, т. е. группировок видов (= высшие категории, гл. 5).

Вид в ряде отношений занимает особое положение в таксономической иерархии.

### **2.1. Проблема вида**

Вероятно, одно из самых элементарных побуждений человека — это стремление определять вещи и давать им названия. Даже самые примитивные народы имеют названия для «сортов» (kinds) птиц, рыб, цветов или деревьев. Если бы существовали только особи и разнообразие природы было непрерывным, то было бы трудно разделять особей на группы и различать «сорта». К счастью, по крайней мере в животном мире, разнообразие природы дискретно и каждая местная фауна складывается из более или менее хорошо выраженных «сортов» животных, которые мы называем видами. В окрестностях Нью-Йорка, например, живет и размножается около 150 «сортов» птиц. Эти «сорта» представляют собой то, что таксономисты называют видами. Примитивные племена, обитающие в горах Новой Гвинеи, различают те же «сорта» организмов, которые различает, совершенно от них независимо, специалист, работающий в крупном национальном музее (Даймонд, 1965).

Концепция вида кажется столь простой, что начинающий таксономист обычно испытывает крайнее изумление, когда узнает, как грандиозна и, видимо, бесконечна дискуссия по проблеме вида. В зоологии сейчас существует удовлетворительное соглашение относительно концепции вида, хотя все еще ожесточенно защищаются и другие точки зрения. Последние сводки можно найти у Майра (1957а, 1963) и Симпсона (1961); точки зрения ботаников изложены у Хислоп-Харрисона (1963) и Лёве (1964).

Проблема вида казалась сложнее, чем она есть на самом деле, из-за путаницы в понятиях, лежащих в основе терминов фенон, таксон и категория (см. 1.2). Таксономист-практик рассортировывает экземпляры (особи) на феноны и решает, какие из них являются членами популяций, каждая из которых принадлежит к одному таксону видовой категории. Для того чтобы иметь возможность произвести распределение таксонов по рангам, таксономист должен иметь ясное представление о категории вида. Если он определяет вид (как морфологический вид — *morphospecies*) таким образом, что вид совпадает с феноном, он может облегчить себе задачу сортировки экземпляров, но в результате его деятельности получатся виды, не имеющие биологического, а следовательно, научного смысла. Назначение научно обоснованной концепции вида состоит в том, чтобы облегчить сведение фенонов в имеющие смысл таксоны видового уровня. Краткий обзор истории концепций вида покажет, сколь различны видовые таксоны, которые приходится выделять, если принимать разные концепции вида.

## 2.2. Концепции вида

В таксономической литературе даются бесчисленные концепции вида (Майр, 1957b; Хислоп-Харрисон, 1963). По своим философским основам все эти концепции распадаются на три группы. Первые две имеют в основном историческое значение, но все еще поддерживаются несколькими современными авторами.

**2.2.1. Типологическая концепция вида.** Согласно этой концепции, наблюдаемое во Вселенной разнообразие отражает существование ограниченного числа основных «универсалий» (*universals*) или типов (*eidos* Платона). Особи не находятся друг с другом в каких-либо особых отношениях, будучи просто выражениями одного и того же типа. Изменчивость представляет собой результат несовершенных проявлений идеи, заложенной в каждом виде. Такой концепции вида, восходящей к философии Платона и Аристотеля, придерживались Линней и его последователи (Кэйн, 1958). Поскольку соответствующее философское направление иногда именуют эссенциализмом, типологическое определение также иногда называется эссенциалистским определением вида (обсуждение эссенциализма см. 4.3.2). Различные попытки исключительно численного или ма-

тематического определения вида (например, Гинсбург, 1938) логически эквивалентны этой концепции вида. Следует подчеркнуть, что имеется глубокое различие между тем, чтобы обособивать концепцию вида на морфологии, и тем, чтобы использовать морфологические данные в качестве довода для применения биологической концепции вида (Симпсон, 1961).

Существует два практических соображения, вызвавших ставший ныне всеобщим отказ от типологической концепции вида.

1. В природе часто встречаются особи, которые явно конспецифичны с другими особями, несмотря на резкие морфологические различия, связанные с половым диморфизмом, возрастными различиями, полиморфизмом и другими типами индивидуальной изменчивости. Хотя нередко бывает, что первоначально они были описаны как самостоятельные виды, их лишают видового статуса независимо от степени морфологического различия, как только обнаруживается, что они являются членами одной и той же скрещивающейся популяции. Различные феноны, принадлежащие к одной популяции, не могут считаться разными видами.

2. Виды-двойники вообще едва различаются морфологически, однако это хорошие биологические виды. Степень различия нельзя считать решающим критерием при возведении таксонов в ранг видов.

От типологической концепции вида отказываются ее собственные приверженцы всякий раз, когда они обнаруживают, что выделили в самостоятельный вид всего лишь конспецифичный фенон. В настоящее время типологическую концепцию вида еще защищают несколько авторов, приверженных к томистской философии.

**2.2.2. Номиналистская концепция вида.** Номиналисты (Оккам и его последователи) отрицают существование «реальных» универсалий (см. 4.3.3). Для них существуют только особи, тогда как виды — это абстракции, созданные человеком (когда им приходится иметь дело с видом, они рассматривают его как особь высшего порядка). Номиналистская концепция вида была популярна во Франции в XVIII в. (Бюффон в своих ранних работах, Робине, Ламарк) и имеет приверженцев до сего дня. Бесси (1908) выразил эту точку зрения особенно хорошо: «Природа производит особей и ничего более... виды в природе реально не существуют. Они являются умозрительными понятиями и ничем более... виды были изобретены, чтобы мы могли рассматривать совокупно большие количества особей».

Всякий натуралист, будь то представитель какого-либо примитивного племени или квалифицированный специалист по генетике популяций, знает, что это просто неверно. Виды животных не созданы человеком, это не типы в смысле Платона и Аристотеля, а нечто такое, что не имеет себе эквивалента в неживой природе.

**2.2.3. Биологическая концепция вида.** В конце XVIII в. начали понимать, что ни одна из средневековых концепций вида, обсуждавшихся в двух предыдущих разделах, неприменима к биологическому виду. Совершенно новая концепция вида начала возникать примерно после 1750 г. Она была предсказана утверждениями, сделанными Бюффоном (в его поздних работах), Мерремом, Фойгтом, Уэлшем (1864) и многими другими натуралистами и таксономистами XIX в. Однако, К. Йордан (1905) был первым, кто ясно сформулировал эту концепцию со всеми ее следствиями. Она объединяет элементы типологической и номиналистской концепций, утверждая, что виды имеют независимую реальность и описываются статистическими характеристиками популяций особей. Новая концепция отличается от обеих прежних концепций тем, что она подчеркивает популяционный аспект и генетическую интегрированность вида и указывает, что реальность вида определяется исторически сложившимся, общим для всех его особей информационным содержанием его генофонда.

В результате члены вида образуют, во-первых, *репродуктивное сообщество*: особи любого вида животных воспринимают друг друга как потенциальных супругов и ищут один другого в целях воспроизведения. Имеется множество механизмов, обеспечивающих внутривидовое воспроизведение у всех организмов. Во-вторых, вид — это *экологическое единство*, которое, несмотря на то что оно состоит из отдельных особей, взаимодействует как целое с другими видами, обитающими в той же среде. Наконец, в-третьих, вид — это *генетическое единство*, обладающее обширным общим генофондом, тогда как каждая особь — лишь временный сосуд, несущий небольшую долю генофонда в течение короткого периода времени. Эти три свойства ставят вид над типологическим толкованием его как «класса объектов» (Майр, 1963). Из этой теоретической концепции вида можно вывести следующее определение вида:

*Виды представляют собой группы скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп.*

Развитие биологической концепции вида представляет собой одно из самых первых проявлений освобождения биологии от несоответствующих ей теоретических представлений, основанных на явлениях неживой природы. Эта концепция вида называется биологической не потому, что она имеет дело с биологическими таксонами, а потому, что само определение является биологическим. Оно использует критерии, которые бессмысленны в применении к неживой природе.

В тех случаях, когда возникают трудности (см. также 2.5), важно сосредоточиться на основном биологическом смысле вида: вид есть защищенный генофонд. Это менделевская популяция, которая имеет свои собственные механизмы (называемые *изолирую-*

щими механизмами), защищающие ее от вредного потока генов из других генофондов. Гены одного генофонда образуют гармоничные комбинации, так как они коадаптировались в результате естественного отбора. Смещение генов двух разных видов приводит к высокой частоте дисгармоничных комбинаций генов; поэтому отбор благоприятствует выработке механизмов, предотвращающих такое смещение. Отсюда совершенно ясно, что слово «вид» в биологии — термин относительный: *A* представляет собой вид по отношению к *B* и *C*, так как репродуктивно изолирован от них. Это имеет первостепенное значение в случае симпатрических и синхронных популяций, и именно в этих ситуациях применение данной концепции встречает наименьшие трудности («безмерный вид» — *nondimensional species*). Чем больше разобщены две популяции во времени и в пространстве, тем труднее установить их видовой статус по отношению друг к другу, но и тем менее это становится нужным с биологической точки зрения.

Биологическая концепция вида разрешает также парадокс, порождаемый конфликтом между постоянством вида натуралиста и пластичностью вида эволюциониста. Именно этот конфликт заставил Линнея отрицать эволюцию, а Дарвина — реальность видов (Майр, 1957b). Биологический вид объединяет в себе дискретность локального вида в данный момент времени и эволюционную потенцию к непрерывным изменениям.

Особое положение вида в иерархии таксономических категорий отмечалось многими авторами. Таксоны видовой категории могут быть отделены один от другого на основании операционально определяемых критериев («скрещивание или отсутствие скрещивания между популяциями»). Это единственная таксономическая категория, для которой границы между таксонами на данном уровне определены объективно.

Логики (например, Грегг, 1954; Бак и Халл, 1966) не вполне понимают, что термины «класс» и «член» не отражают в полной мере различия между отношением индивидуумов к виду, с одной стороны, и видовых таксонов к высшим таксонам — с другой. Утверждение, что некий объект является «членом данного класса», имеет совершенно разный смысл для данной особи, которая по своему генотипу является членом данного вида, и данного видового таксона, который включается в данный высший таксон. Категория — это не класс в том же смысле, что и высший таксон, а обозначение ранга. Логики не понимают, что «высший» и «низший» ранг таксона — свойство не абсолютное, а относительное. Можно сравнивать таксоны в одной и той же филогенетической линии, но нельзя сказать, что род у птиц — это то же самое, что и род у аммонитов, двустворчатых моллюсков, простейших или долгоносиков, и что все они равноценны. Виды и в этом случае составляют исключение, поскольку (во всяком случае, у видов с половым раз-

множением) вид — эквивалентное явление во всех группах животных.

Внутривидовые категории служат для обозначения группировок популяций в пределах вида. Обычно, однако, вид — это самая низшая категория, используемая в практике таксономии. Высшие категории представляют собой группировки видов. Ввиду этого ключевого положения вида, а также того обстоятельства, что в природе приходится иметь дело с особями и фенонами, отнесение особей и фенонов к видовым таксонам составляет одну из основных проблем таксономии.

### ***2.3. От фенона к таксону и к категории***

Неспособность понять смысл этих трех терминов и их теоретическое обоснование приводила таксономистов ко многим недоразумениям. Именно такое непонимание было причиной большинства нападков на биологическую концепцию вида. Когда какой-либо автор заявляет: «Как палеонтолог, я не могу использовать биологическую концепцию вида, поскольку я не могу установить репродуктивную изоляцию для вымерших животных», — он тем самым выказывает свое непонимание. То, что таксономист непосредственно наблюдает, — это особи, которые он сортирует по фенонам. На основании определенных биологических концепций и информации, например осведомленности о возможности полового диморфизма, о росте, чередовании поколений, негенетических модификациях фенотипа и т. д., он относит феноны к популяциям, которые в свою очередь классифицирует по таксонам. Присвоение какому-либо таксону такого ранга, как подвид, вид или род, основано на логических заключениях, сделанных таксономистом на базе имеющихся данных. Эту методологию мотивирования заключений фактическими данными и ее обоснование с полным знанием дела обсуждал Симпсон (1961):

Эволюционная классификация использует по большей части понятия и определения, основанные на данных, недоступных прямому наблюдению. Такой подход нельзя считать специфической особенностью таксономии. Он присущ в большей или меньшей степени большинству индуктивных наук... Здесь снова необходимо подчеркнуть различие между определением и данными, свидетельствующими о том, что это определение подходит. Мы предлагаем определять таксономические категории в эволюционных и филогенетических, в широком смысле слова, терминах, но использовать данные, которые, взятые как отдельные наблюдения, почти совершенно не являются филогенетическими. Несмотря на то, что в вопросе об этом различии царит путаница, причем даже среди таксономистов, в нем без особого труда могут разобраться даже непосвященные. Хорошо известным примером, который можно рассматривать как нечто большее, чем аналогию, служат однойцовые («идентичные») близнецы. Мы определяем таких близнецов как двух особей, развившихся из одной зиготы. Никто никогда не видел, как такое развитие происходит у человека, но

мы распознаем случай, когда наблюдаемое сходство в достаточной мере соответствует определению, чтобы оправдать этот вывод. Особи, о которых идет речь, не потому являются близнецами, что они схожи, а, напротив, они схожи потому, что являются близнецами. Точно так же особи принадлежат к одному и тому же таксону не потому, что они схожи, но они схожи потому, что принадлежат к одному и тому же таксону. (Линней был совершенно прав, когда говорил, что род создает признаки, а не наоборот, пусть даже он не знал, что создает род.) Это утверждение является центральным элементом эволюционной таксономии, и эта альтернатива четко отделяет ее от неэволюционной таксономии. Представляя дело иным образом, можно сказать, что категории определены в филогенетических терминах, но что таксоны определены соматическими взаимоотношениями, которые являются результатами филогении и служат доказательством того, что данное определение категории годится.

Репродуктивная изоляция отдельного биологического вида, защита его общего генофонда от загрязнения генами других видов приводит к дискретности не только генотипа данного вида, но также его морфологии и других аспектов фенотипа, создаваемого этим генотипом. Именно на этом факте основывается практика таксономии. Репродуктивная изоляция, конечно, не может непосредственно наблюдаться в выборках коллекционных экземпляров. Однако о ней можно судить на основании различного рода данных, как, например, наличия дискретности, незаполненного разрыва между двумя коррелированными комплексами признаков. Конечно, для ныне живущих видов подобные утверждения могут быть проверены наблюдениями и экспериментом.

Кардинальное различие между ходом рассуждений типолога и приверженца биологической концепции вида состоит в следующем. Сторонник типологической концепции говорит: «Имеется четкое морфологическое различие между выборками *a* и *b*; таким образом, они по определению являются двумя морфологическими видами, т. е. двумя видами». Любой список синонимов сразу покажет, как часто подобный подход приводит к описанию фенонов в качестве видов. Сторонник же биологической концепции спрашивает: «Принадлежит ли морфологическое различие между выборками *a* и *b* к числу таких, какие можно рассчитывать обнаружить между двумя репродуктивно изолированными популяциями, т. е. между двумя биологическими видами?» Другими словами, он использует масштаб и характер морфологического различия только как показатель репродуктивной изоляции, только как основание для заключения. Это — правомерный и надежный метод. Там, где сторонник типологической концепции различал бы феноны как (морфологические) виды, приверженец биологической концепции сделает правильные выводы на основании главным образом морфологических данных, и последующие исследования обычно подтверждают, что виды были выделены им правильно. Когда компетентное таксономическое исследование, основанное на морфологических данных,

пересматривается в свете данных о поведении или биохимии, выводы его обычно полностью подтверждаются.

Не всегда понимают, что классификация фенонов основана на совершенно иных данных, чем классификация видов. Классификация видов основана на «взвешенном сходстве», оцененном с использованием всевозможных сравнительных данных, будь то морфологические, физиологические, поведенческие или какие-либо другие признаки. Классификация фенонов основывается на их отношении к генофонду популяции, к которой они принадлежат. Окончательно это отношение может быть установлено только по характеру брачного поведения. Это поведение в свою очередь можно или наблюдать в природе или изучать экспериментально. Не имеет значения, идет ли речь о резко различающихся половых формах у птиц, насекомых или морских беспозвоночных, о личиночных формах или о чередующихся поколениях паразитов; только размножение (или сопоставление стадий роста) позволит установить, из каких фенонов складывается популяция. Опытный таксономист знает, какую изменчивость следует ожидать в пределах данного биологического вида. Пока еще не создано такого метода, который позволял бы с помощью вычислительной машины эмпирически устанавливать принадлежность фенонов к видам. Таксономист это делает быстро и с высокой степенью точности на основании накопленных им знаний о биологии рассматриваемого вида. В этой таксономической операции все еще господствуют классические методы, «поскольку для них требуется несравненно меньше времени, чем для численных методов» (Миченер, 1963).

#### **2.4. Названия видов**

Научное название (биномен) вида состоит из двух слов — родового названия и видового названия. Правила образования названий видов и все другие аспекты номенклатуры таких названий обсуждаются в гл. 13 (см., в частности, 13.31, 13.40, 13.43), где даны также ссылки на соответствующие статьи Кодекса (гл. 12).

Названия видов, чтобы быть действительными, должны сопровождаться описанием. Рекомендации по подготовке описаний даны в гл. 11.

#### **2.5. Трудности применения биологической концепции вида**

Если при попытках применять биологическую концепцию вида к естественным таксонам иногда возникают затруднения, это не означает, что концепция как таковая несостоятельна (Симпсон, 1961; Майр, 1963).

С подобными же трудностями приходится сталкиваться при попытках использовать в конкретной ситуации или приложить

к конкретному образцу многие другие общепринятые понятия. Понятие *дерево*, например, не становится необоснованным только потому, что существуют стелющийся можжевельник, карликовые ивы, гигантские кактусы и фикусы-удушители. Следует проводить четкое различие между понятием и его приложением к конкретному случаю.

Более простые вопросы таксономических разделений на видовом уровне, в частности критерии, на основании которых таксону придается ранг вида, а не подвида, будут рассмотрены в гл. 9Б.2.

В этой главе обсуждаются три наиболее серьезных затруднения в применении биологической концепции вида, связанные с недостатком необходимых данных, с бесполом размножением и с незавершенностью видообразования (*evolutionary intermediacy*).

**2.5.1. Недостаток данных.** Индивидуальная изменчивость во всех ее формах часто порождает сомнения относительно того, является ли данный морфотип отдельным видом или только феноном внутри изменчивой популяции. Половой диморфизм, возрастные различия, полиморфизм и другие подобные типы изменчивости можно распознать как индивидуальную изменчивость путем исследования жизненных циклов и проведения популяционного анализа. Об этом более подробно говорится в гл. 8А и 8Б. Неонтолог, работающий обычно с коллекционным материалом, сталкивается с теми же проблемами, что и палеонтолог, который также должен определять видовую принадлежность фенонов (морфотипов).

**2.5.2. Бесполое размножение.** У многих организмов обнаружены системы размножения, не связанные с обязательной рекомбинацией генетического материала между особями, предшествующей образованию новой особи. Среди различных форм бесполого размножения можно назвать самооплодотворение, партеногенез, псевдогамию и вегетативное размножение (почкование или деление).

В эволюционной биологии популяция определяется как группа скрещивающихся между собой особей. Следовательно, выражение «бесполая биологическая популяция» содержит, по определению, противоречие, хотя слово «популяция» имеет и иные употребления, при которых сочетание с прилагательным «бесполая» не противоречиво. Концепция биологического вида, основанная на наличии или отсутствии скрещивания между популяциями, неприемлема, таким образом, для организмов с бесполом размножением.

Вопрос о том, как решить эту дилемму, обсуждался Симпсоном (1961) и Майром (1963). Попытки определить агамный или бесполой вид с использованием слова «популяция» или без него были не особенно удачны. К счастью, у организмов, размножающихся бесполом путем, обычно существуют хорошо выраженные морфологически обособленные группировки. Эти обособленные группировки возникают, вероятно, в результате естественного отбора различных мутантов, которые появляются в бесполом клонах.

Обычно наличие таких группировок и степень морфологического различия между ними используют для выделения видов у форм с бесполом размножением.

Выделение видов у бесполой организмов основано не только на аналогии, но также на том, что каждая морфологически обособленная совокупность, отделенная разрывом от других подобных совокупностей, видимо, занимает собственную экологическую нишу; она играет свою собственную эволюционную роль. В таких группах, как коловратки отряда *Vdelloidea*, все представители которого размножаются путем облигатного партеногенеза, имеющиеся данные позволяют придавать различаемым морфологическим видам определенное биологическое значение. Правила обращения с совокупностями бесполой форм, которые не рассматриваются как виды, обсуждаются в гл. 3 (3.3.8).

Известны примеры, когда форма, обособленная столь же четко, как хороший вид, воспроизводится только партеногенетически, причем установить ее происхождение от какого-либо вида с половым размножением не удается. В таких случаях оправдано номенклатурное признание. Всякий раз, когда внутри такого «вида» обнаруживается несколько репродуктивно изолированных хромосомных форм, как у различных ракообразных, например *Artemia salina* Linnaeus (Уайт, 1954), может оказаться удобным различать их номенклатурно. Хотя репродуктивно изолированные популяции, между которыми существуют хромосомные различия, обычно рассматривают как расы, более логично обозначать их как (микро) виды.

**2.5.3. Незавершенность видообразования.** Вид, поскольку для него характерно наличие репродуктивной изоляции между популяциями, существует во всей своей классической четкости только в локальной фауне. Как только вводятся пространственные (долгота и широта) и временные координаты, налицо все условия для начала видообразования. В этих условиях будут обнаружены популяции, которые находятся в процессе превращения в самостоятельные виды и приобрели некоторые, но еще не все свойства обособленного вида. В частности, достижение морфологической обособленности не всегда тесно коррелирует с достижением репродуктивной изоляции. Различные трудности, которые могут возникнуть у таксономиста в результате незавершенности видообразования, можно суммировать следующим образом (см. также Майр, 1957а):

1. *Возникновение репродуктивной изоляции без эквивалентных морфологических изменений.* Репродуктивно изолированные виды, не различающиеся (или очень слабо различающиеся) морфологически, называют *видами-двойниками*. Их таксономическая обработка обсуждается в гл. 9А.2.

2. *Возникновение резких морфологических различий без репродуктивной изоляции.* Известен ряд родов животных и растений,

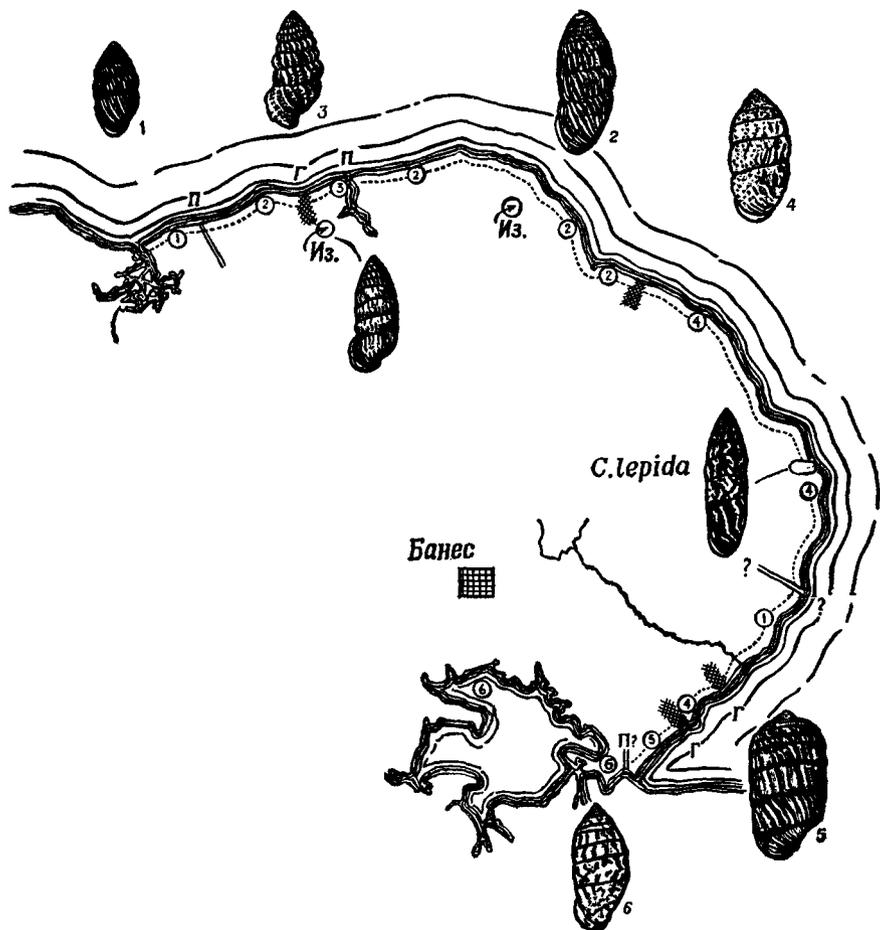
в которых популяции, очень различные морфологически, свободно скрещиваются при контакте. В таких ситуациях типологическое решение именовать каждую морфологически обособленную популяцию видом явно неприемлемо. И наоборот, имеются роды, в которых изолирующие механизмы между двумя видами иногда нарушаются. Рассматривать такие виды как конспецифичные было бы противоположной крайностью. Для таких случаев, когда морфологическая дивергенция и достижение репродуктивной изоляции не совпадают, нельзя предложить какое-то общее решение. Специалисту лишь можно рекомендовать выделять виды таким образом, чтобы они образовывали биологически значимые естественные совокупности. Трудности, возникающие при быстрой морфологической дивергенции популяции, не сопровождающейся развитием репродуктивной изоляции, хорошо иллюстрируются на примере вестиндских улиток рода *Cerion* (см. фиг. 2).

3. *Нерегулярные нарушения изолирующих механизмов (гибридизация)*. Время от времени может происходить нарушение репродуктивной изоляции даже между хорошими видами. Чаще всего это приводит только к возникновению случайных гибридов, которые либо стерильны, либо обладают пониженной жизнеспособностью, и не создает таксономических осложнений. Однако в некоторых редких случаях наблюдается полное локальное нарушение изоляции, что приводит к возникновению больших скоплений гибридов и к более или менее полной интрогрессии (Майр, 1963).

Гибридные особи иногда описывают как виды, прежде чем обнаруживается их гибридная природа. Такие названия становятся недействительными (невалидными), как только удается установить факт гибридизации (13.21). Таксонами могут быть признаны только популяции, а гибридные особи не являются популяциями.

С таксономической точки зрения более сложны ситуации, когда в результате гибридизации образуется новая популяция. Мы можем различить несколько типов естественных популяций, которые обязаны своим возникновением гибридизации. Таксономическая оценка вторичной интерградации — результата слияния ранее изолированных популяций — обсуждается в гл. 9Б.26. Два других вида гибридизации мы рассмотрим здесь.

3а. *Симпатрическая гибридизация*. Во всех случаях, когда два родительских вида поддерживают свою генетическую обособленность на более или менее обширной территории, на которой они встречаются совместно, рекомендуется сохранять за ними видовой статус, даже если в какой-то части их ареалов имеет место нарушение изоляции. Пример двух мексиканских тауи (*Pipilo erythrophthalmus* и *P. ocai*) служит великолепной иллюстрацией такой ситуации (фиг. 3). Гибридные популяции, возникающие в результате такого локального нарушения репродуктивной изоляции, номенклатурного признания не получают. Исключение возможно лишь в слу-



Фиг. 2. Неравномерное распределение популяций галофильных наземных улиток *Cerion* в восточной части Кубы (Майр, 1963).

Цифрами обозначены разные расы или виды. Там, где две популяции вступают в контакт (за исключением *lepida*), они образуют гибриды (Г), независимо от степени различий. В других случаях контакту препятствует какая-либо преграда (П); Из. — изолированные популяции.

чаях столь полного нарушения изоляции, при котором два родительских вида сливаются в один новый вид. В таксономической литературе зарегистрирован ряд примеров, которые интерпретировались таким образом, но нам не известно ни одного случая, когда это было бы недвусмысленно установлено на основании тщательного анализа.

**3б. Амфилоидия.** Гибридизация у растений может приводить к внезапному возникновению аллополиплоида — индивидуума, со-



четающего в себе хромосомные наборы обоих родительских видов. Путем бесполого размножения такие гибриды могут давать начало новой популяции, которая репродуктивно изолирована от обоих родителей и ведет себя как новый вид, если она способна размножаться и, занимая новую экологическую нишу, конкурировать с другими видами (в том числе и с родительскими). Вряд ли можно привести хоть один неоспоримо установленный пример видообразования посредством амфилоидии у животных, размножающихся половым путем. Полиплоидия нередко встречается у партеногенетически размножающихся насекомых, кольчатых червей и турбеллярий, но нельзя быть уверенным, что какая-либо из этих партеногенетических линий обязана своим возникновением гибридизации.

4. *Полувиды (semispecies)*. Иногда географические изоляты имеют промежуточный статус между подвидом и видом. На основании одних критериев их можно считать видами; на основании других — нельзя. Обычно таксономисту удобнее (9Б.2) присоединять такие сомнительные популяции к тем видам, к которым они наиболее близки. Другими примерами незавершенности видообразования, которые следует рассматривать в каждом отдельном случае так, как это удобно и в зависимости от достигнутой стадии видообразования, являются кольцевые перекрывания и другие пограничные случаи (Майр, 1963).

## 2.6. Особые ситуации

2.6.1. **Палеонтология.** При определении границ вида палеонтологу, помимо тех трудностей, с которыми встречается неонтолог, приходится преодолевать еще особые трудности двух родов.

Эти трудности довольно часто и весьма детально обсуждаются в палеонтологической литературе. Мы сошлемся на Имбри (1957), Сильвестра-Брэдли (1956, 1958), Симпсона (1960, 1961) и различные статьи в палеонтологических журналах. Как указывают эти авторы, трудности, с которыми встречается палеонтолог, нередко преувеличиваются. Многие палеонтологи путали фенон и вид, таксон и категорию, фактические данные и логические умозаключения. Ясное понимание этих терминов и лежащих в их основе понятий устраняет значительную часть трудностей.

*Эволюционная непрерывность.* Виды представляют собой развивающиеся системы, и вертикальное разграничение видов во времени теоретически невозможно. Однако неразорванные последовательности ископаемых популяций встречаются чрезвычайно редко. В тех случаях, когда они существуют, выделенные морфологические виды обычно оказываются настолько сходными, что лучше не различать их совсем или, самое большее, давать им ранг подвида. В большинстве ископаемых последовательностей имеются удобные

разрывы между горизонтами, позволяющие обоснованно разграничить виды. Это справедливо даже для замечательно полной последовательности юрских аммонитов (*Kosmoceras*), описанной Бринкманом (1929). Поскольку видообразование происходит главным образом в периферических изолятах, обнаружение слоев с промежуточными популяциями (зарождающиеся виды) крайне маловероятно и может иметь место лишь изредка. Периодические изменения ареала способствуют возникновению разрывов даже в тех случаях, когда видообразование происходит в результате неосложненной филетической эволюции в едином вертикальном стволе (ср. фиг. 11). Эволюционирующий вид может отсутствовать в данной области в течение более или менее длительного периода, а когда он появляется вновь, он может оказаться достаточно изменившимся, чтобы классифицировать его как другой вид.

**Ограниченность данных.** Таксономические данные, которые можно получить путем исследования поведения, хромосом, свойств белков и других химических компонентов, а также других особенностей ныне живущих популяций, не доступны палеонтологу. Однако классификация ныне живущих видов в большинстве случаев также производится без этих данных, а когда они, наконец, становятся доступными, они обычно подтверждают существующую классификацию. Как указывали Имбри (1957) и другие, палеонтолог располагает гораздо более широкой информацией, чем та, которую дает морфология. Изменчивость его выборков, сопутствующие фауны, палеоэкология, география, горизонт и т. д. дают обильную информацию, которая помогает сделать выводы о границах таксонов и об их распределении по рангам. Этот анализ, как и в большинстве неонтологических работ, часто приходится начинать

Таблица 1

ЧАСТОТА 12 ФЕНОНОВ У ДВУХ ПОДВИДОВ  
*OSTREA KNORRI*  
(из Сильвестра-Брэдли, 1958)

12 фенонов	Шёнматт ( <i>knorri</i> )	Гейзинген ( <i>lotharingica</i> )
D + B + M	49	0
A + G	41	5
K + J + E	10	5
F + H	3	14
C + L	0	45
Всего	103	69

с разделения групп на феноны, но рассмотрение всех побочных данных обычно позволяет недвусмысленно разнести эти феноны по видам или подвидам, как это хорошо продемонстрировал Сильвестр-Брэдли (1958) для двух хронологических видов *Ostrea knorri* и *O. k. lotharingica* (табл. 1).

**2.6.2. Паразиты.** Популяции паразитов различных хозяев часто слегка различны. Имеются три возможности интерпретировать эти морфологические различия:

1. *Различия обусловлены негенетическими модификациями, вызванными различными физиологическими условиями у разных хозяев.* Многие трематоды могут достигать половозрелости в организме очень многих хозяев и при этом сильно различаются. Экземпляры печеночной двуустки *Fasciola hepatica* из коровы, кролика и морской свинки обнаруживают различия большие, чем те, которые обычно используются для различения видов (Станкард, 1957). Возможно, что многие номинальные виды в некоторых родах трематод, таких, как *Hymenolepis*, могут в конце концов оказаться всего лишь негенетическими модификациями, зависящими от хозяина.

2. *Различия указывают на подвидовой ранг.* Различия между популяциями пухоедов (*Mallophaga*), обитающими на разных хозяевах, хотя и постоянны, но часто настолько малы, что эти популяции лучше всего рассматривать как подвиды (Клей, 1958). Разделение по хозяевам в этом случае соответствует географической изоляции свободноживущих видов, и обмен генами между *Mallophaga*, встречающимися на разных видах хозяев, по всей вероятности, крайне незначителен.

3. *Различия указывают на видовой ранг.* В паразитологической литературе описано немало случаев, когда чрезвычайно сходных паразитов не удавалось переносить с одного хозяина на другого. Для видов, не имеющих общего хозяина, не существует возможностей для обмена генами. В подобном случае, даже если морфологические различия сравнительно невелики, следует допустить, что генетический барьер достиг видового уровня.

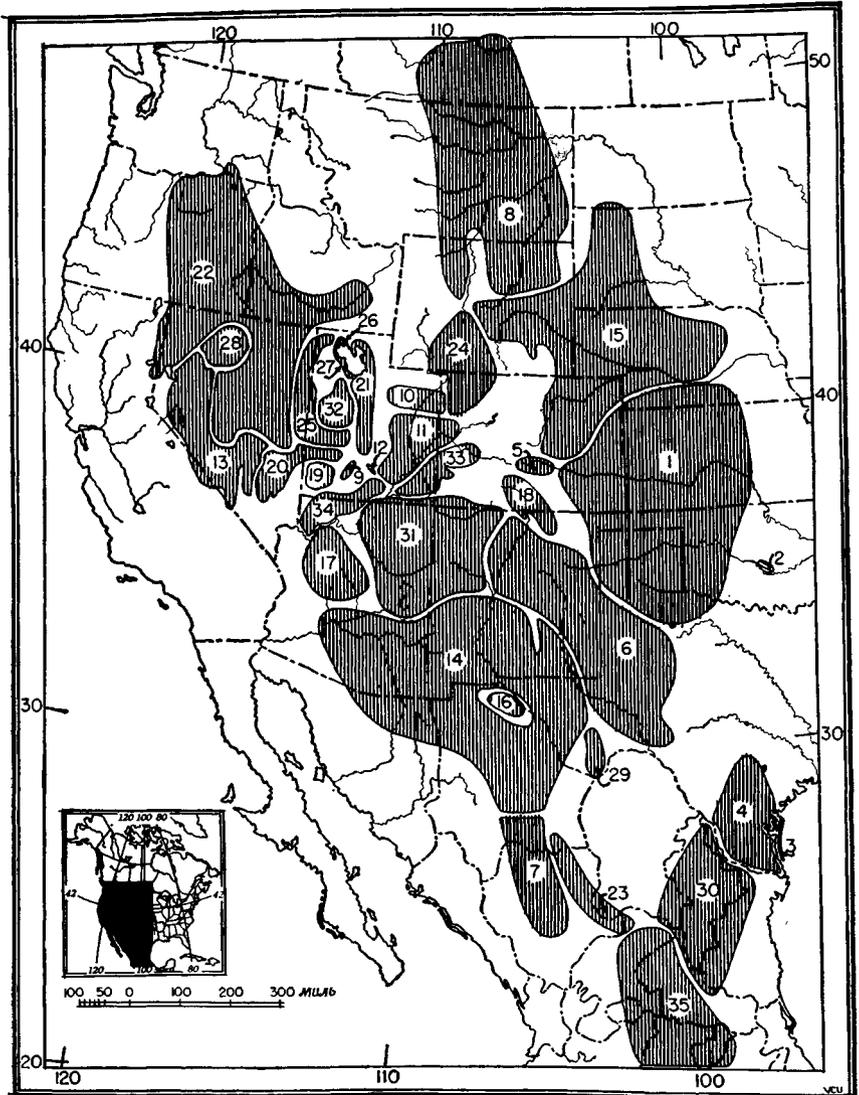
**ПОЛИТИПИЧЕСКИЙ ВИД,  
ПОПУЛЯЦИОННАЯ  
СИСТЕМАТИКА  
И ВНУТРИВИДОВЫЕ  
КАТЕГОРИИ**

В любой данной местности каждый вид животных обычно отделен от других симпатрических видов полным разрывом. Это — вид местного натуралиста, вид Рэя и Линнея. Его можно также назвать безмерным (ponddimensional) видом, так как он не имеет протяженности ни в пространстве, ни во времени. Поскольку безмерный вид сочетает в себе свойства вида и одиночной локальной популяции, обычно его границы можно четко определить.

Каждый вид, однако, состоит из многочисленных локальных популяций, причем некоторые из них заметно отличаются друг от друга. Если таксономист обнаруживает популяцию, которую он считает достаточно отличной от популяции местности, типовой для вида (или другого ранее выделенного подвида), он называет эту популяцию новым *подвидом* (см. ниже). Виды, содержащие два или более подвида, называются *политипическими видами*. Виды, которые не разделяются на подвиды, называются *монотипическими видами*. Признание того факта, что многие виды, особенно виды широко распространенные, политипичны, было одним из важнейших событий в развитии таксономии. История этого вопроса и различные аспекты политипического вида подробно рассмотрены Майром (1963).

**3.1. Значение политипических видов**

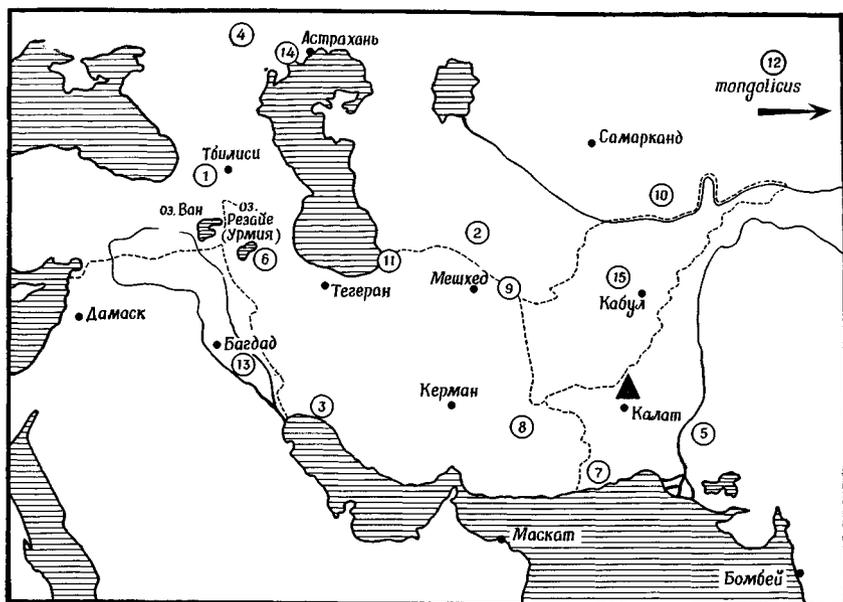
Наибольшее преимущество, вытекающее из признания политипического вида, состоит в том, что эта концепция позволяет значительно упростить классификации хорошо изученных групп животных, таких, как птицы, млекопитающие, бабочки или брюхоногие моллюски. Объединение в политипические виды географически замещающих друг друга форм, каждая из которых ранее была описана как отдельный монотипический вид, сделало систему значительно более ясной. Эта реорганизация классификации на видовом уровне фактически закончена для птиц. В отношении млекопитающих и некоторых групп насекомых и наземных моллюсков



Фиг. 4. Распределение 35 подвидов кенгуровой крысы *Dipodomys ordii* Woodhouse как пример карты ареала политипического вида (по Зетцеру).

Числами обозначены ареалы разных подвидов.

она идет полным ходом, но для большинства других групп животных едва начата. 19 000 монотипических видов птиц, зарегистрированных к 1910 г. (плюс множество видов, описанных позднее), сей-



Фиг. 5. Типовые местности (1—15) пятнадцати подвидов скорпиона *Mesobuthus eireus* на Ближнем Востоке (Вашон, 1958).

час сведены к примерно 8600 видам. Подобное же сокращение числа видов произошло и в других группах позвоночных и беспозвоночных. Кроме того, что гораздо важнее, видовой категории были возвращены определенный биологический смысл и однородность. Присвоение видового ранга каждой локальной популяции, сколь бы ни были малы ее отличия, совершенно уничтожило биологическое значение видовой категории.

Задача объединения локальных популяций в политипические виды или, в более широком смысле, — распределения многочисленных «номинальных видов» и «разновидностей» по политипическим видам сопряжена с множеством таксономически и биологически интересных ситуаций (Майр, 1963). Неуклонное применение политипической концепции вида ко всем группам животных — одна из основных задач таксономии.

**3.1.1. Трудности.** При установлении политипических видов таксономист встречается два затруднения. Политипические виды состоят из отличающихся друг от друга аллопатрических и аллохронных популяций. Однако все популяции организмов, размножающихся половым путем, несколько отличаются одна от другой, и подвид, прежде чем он будет признан, должен удовлетворять определенным стандартам (9Б.1). Другая трудность заключается в том, что ино-

гда близкородственные виды, сходные по экологическим требованиям, замещают друг друга географически, оставаясь при этом полноценными видами, а не подвидами. Вопрос о том, как поступать в таких случаях, будет обсуждаться в гл. 9 (9Б.2).

### 3.2. Распространенность политипических видов в животном мире

Частота политипических видов в разных группах животных различна. Чаще всего они встречаются там, где виды имеют тенденцию к образованию географических изолятов. В большинстве хорошо изученных групп от 40 до 80% видов — политипические, но некоторые высокоспециализированные виды, особенно насекомые, специализированные по растению-хозяину, не склонны к образованию политипических видов. В группах со слабо выраженными видовыми различиями (например, в группах видов-двойников) политипические виды также редки или отсутствуют вовсе.

Для обозначения политипических видов предлагали ряд других специальных терминов, таких, как *Formenkreis* (Лоренц, Клейншмидт) и *Rassenkreis* (Ренш), но эти термины не прижились.

Политипический вид является в некотором смысле низшей из высших категорий. Будучи многомерным, он не обладает простотой и объективностью безмерного вида. Чаще всего трудности при разграничении видов у животных возникают в тех случаях, когда имеются сомнения, принадлежат ли две аллопатрические популяции к одному и тому же политипическому виду или нет. У птиц даже такие пограничные случаи встречаются редко. Утверждение, что в других группах животных подобные трудности возникают чаще, еще следует проверить.

**3.2.1. Проблемы номенклатуры.** Политипический вид часто представляет собой смесь нескольких «видов», первоначально описанных как монотипические. Таким образом, он отличается от линнеевского вида тем, что уже более не представляет собой низшую категорию (которой теперь стал подвид), а является категорией сборной. Какое научное название следует дать этому новому сборному таксону и кого следует считать автором? Например, когда Линней назвал белую трясогузку *Motacilla alba*, он имел в виду шведскую популяцию с описанными им диагностическими признаками. *M. alba* Линнея называется теперь номинальным подвидом *M. alba alba* Linnaeus. Когда *M. alba* Линнея была объединена с семью или более другими таксонами, первоначально описанными как отдельные виды (*lugubris* Temminck, *dukhunensis* Sykes, *baicalensis* Swinhoe, *leucopsis* Gould, *personata* Gould, *hodgsoni* Blyth, *ocularis* Swinhoe, *lugens* Kittlitz и т. д.), вновь образованный политипический вид оказался чем-то совершенно отличным от первоначального *M. alba* Линнея. Продолжая связывать имя Линнея

с новым политипическим видом *M. alba*, мы хотим показать, что Линней был автором названия *alba*, но не радикально перестроенного таксона, к которому относится это название в настоящее время.

### 3.3. Внутривидовые категории и термины

**3.3.1. Разновидность (variety).** Разновидность, называвшаяся *varietas*, была единственным подразделением вида, признававшимся Линнеем. Так обозначалось всякое отклонение от типа вида. Как следствие разновидности раннего таксономиста представляли собой гетерогенную смесь индивидуальных вариантов (гл. 8) и разного рода рас. В результате такой путаницы термин *разновидность* оказался дискредитированным и таксономисты-зоологи почти перестали его использовать. Более подробное обсуждение дано у Симпсона (1961) и Майра (1963).

**3.3.2. Подвид.** Когда в XIX в. термин *подвид* стал общеупотребительным, он служил заменой термина «разновидность» в значении «географическая раса». Подвид рассматривали как таксономическую единицу, подобную морфологическому виду, но на более низком таксономическом уровне. Многие ранние авторы использовали термин *подвид* очень вольно, почти как термин *разновидность*, для обозначения различных совокупностей, но обособленных не столь четко, как виды. Например, специалисты по муравьям использовали этот термин в применении к видам-двойникам и индивидуальным вариантам. Если автор сообщает о нескольких подвидах данного вида, обнаруженных в одной и той же области, это ясно указывает на ошибочное использование термина. Обычно подвиды аллопатричны и аллохронны, хотя встречаются исключения среди мигрирующих видов и паразитов, имеющих подвиды, симпатричные по хозяину. Чисто морфологическое определение подвида, которое пытались дать типологи, часто приводило к тому, что выделенные таким образом совокупности оказывались симпатричными. Учитывая многочисленные случаи неправильного применения этого термина, следует подчеркнуть, что подвид представляет собой категорию, совершенно отличную от вида. Для определения подвидовой категории не существует никакого объективного критерия. Подвид не является также единицей эволюции, за исключением тех случаев, когда он совпадает с географическим или каким-либо иным генетическим изолятом.

Можно предложить следующее определение: *подвид* — это совокупность фенотипически сходных популяций некоторого вида, населяющих часть ареала этого вида и таксономически отличных от других популяций того же вида.

Подобная формулировка определения обусловлена следующими причинами:

1. Подвид может состоять из многих локальных популяций, которые, хотя и очень схожи, все же слегка отличаются друг от друга генетически и фенотипически; таким образом подвид — категория сборная.

2. Каждая локальная популяция несколько отличается от любой другой локальной популяции и наличие таких различий можно установить посредством достаточно точных измерений и применения статистики. Давать каждой такой популяции формальное триноминимальное название, как это принято для подвида, было бы нелепо и привело бы к хаосу в номенклатуре. Поэтому подвидам следует давать названия только в том случае, если они отличаются «таксономически», т. е. по достаточно диагностичным морфологическим признакам (см. 9Б.1).

3. Даже в тех случаях, когда возможно отнести популяции к тем или иным подвидам, определить подвидовую принадлежность отдельной особи на основании одного только фенотипа не всегда возможно, так как границы изменчивости соседних популяций обычно перекрываются.

Термин *перекрывание* часто используют неверно. Географическое перекрывание ареалов размножения возможно для двух видов, но не для двух подвидов одного и того же вида. Если две обособленно размножающиеся популяции сосуществуют в одной и той же местности, они представляют собой полноценные виды (за исключением редких случаев «кольцевого перекрывания»). В месте встречи двух подвидов могут возникать промежуточные, или гибридные, популяции, которые сочетают признаки обоих подвидов. Было бы ошибочным говорить в подобных случаях, что два подвида перекрываются в данной области, поскольку вид представлен в этой области только одной-единственной популяцией, сколь угодно изменчивой.

*Трудности, связанные с применением подвидовой категории.* Признание политипического вида требует использования подвидовой категории со всеми сопутствующими преимуществами, описанными выше. Однако при этом возникают затруднения, связанные с различными аспектами географической изменчивости. В самом деле, при использовании подвида допускались самые разнообразные ошибки. Некоторые авторы применяли этот термин к индивидуальным вариантам и к видам-двойникам, многие давали подвидовые названия незначительным локальным популяциям, и, наконец, ряд авторов рассматривали подвид как единицу эволюции, а не как произвольную категорию, созданную для облегчения внутривидовой классификации. В результате практику описания подвигов критиковали многие авторы, причем наиболее убедительно — Уилсон и Браун (1953; см. также Инджер, 1961). Они отмечали четыре особенности подвида, которые снижают полезность этой категории:

1. Тенденция разных признаков к независимым направлениям географической изменчивости.

2. Независимое существование сходных или фенотипически неразличимых популяций в географически разделенных областях («политопный подвид», см. 9Б.1.4).

3. Существование микрогеографических рас внутри формально признанных подвидов.

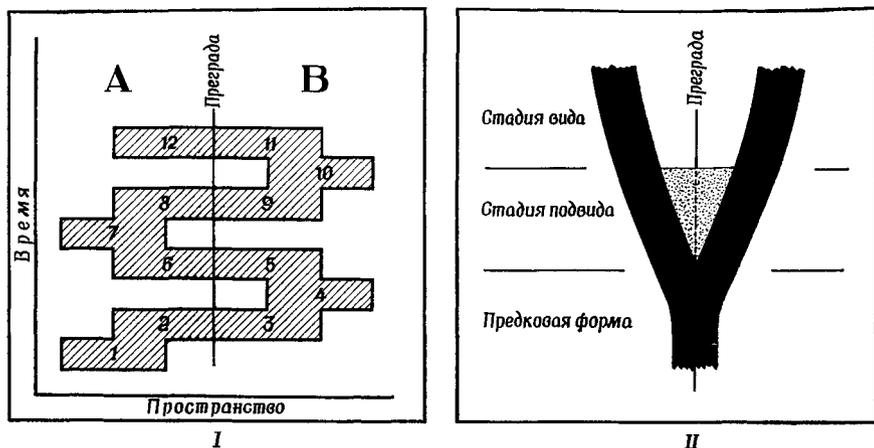
4. Субъективное определение разными специалистами степени обособленности, оправдывающей выделение в подвиды слабо различающихся локальных популяций.

Многочисленные статьи, отражающие противоположные точки зрения по вопросу о подвиде, можно найти в журнале «Systematic Zoology» (т. 3—5, 1954—1956). Общий обзор проблемы подвида дается Симпсоном (1961) и Майром (1963).

Мы надеемся, что недавние дискуссии заставили относиться к подвидам более критически. Эти дискуссии показали также, что разумное использование подвидовой категории продолжает оставаться удобным приемом при классификации выборок из популяций географически изменчивых видов. Практические проблемы, с которыми часто сталкивается систематик, работающий с популяциями, будут обсуждаться в гл. 9. Они касаются, в частности, следующих вопросов: насколько отличной должна быть популяция, чтобы считать оправданным ее выделение в подвид? Как следует поступать с промежуточными популяциями? Как следует разграничивать соседние подвиды? Следует ли признавать политопными подвидами неразличимые, но географически разделенные популяции? В каких случаях географические изоляты следует называть видами, а в каких — подвидами?

**Номенклатура подвида.** Для обозначения подвидового таксона используется триноминальное название (ст. 5 и 45 Кодекса). Например, британский благородный олень называется *Cervus elaphus scoticus*, тогда как континентальный благородный олень, которому Линней первоначально дал биномиальное название, стал номинальным подвидом *Cervus elaphus elaphus*. Более подробно вопросы номенклатуры рассмотрены в разделах 13.40 и 13.41, а также 13.25, 13.36, 13.46 и 13.57.

**3.3.3. Временные подвиды (temporal subspecies).** В палеонтологии слабо различающиеся популяции, разделенные во времени, все чаще выделяют в отдельные подвиды. Терминологическое различие между географическими и временными подвидами не представляется целесообразным, поскольку если разные подвиды какого-либо вымершего вида найдены в разных местностях, обычно невозможно определить, жили ли они в одно и то же или в разное время. Даже если имеется последовательность подвидов в одной и той же местности, она не обязательно должна быть чисто временной. Подвиды, обнаруженные в последовательных слоях, могут



Фиг. 6.

*I.* Образование подвидов и видов в пространстве и во времени. Схема показывает, как вертикальная дифференциация филогенетической линии может сопровождаться географическим разделением следующих друг за другом популяций (пронумерованные прямоугольники). Популяции редко подолгу остаются в одной и той же местности, они мигрируют. Некоторые мигранты изолируются преградами от родительской популяции, дифференцируясь в конце концов в географические расы. Последовательность фаун в какой-либо области (A или B) никогда не бывает абсолютно непрерывной, хотя иногда разрывы недостаточно ясно выражены. Разрывы могут создаваться за счет миграций, перерыва в отложениях или местного вымирания.

*II.* Популяция разделяется преградой, создающей частичную изоляцию при продолжающемся в течение некоторого времени ограниченном обмене генами, — подвидовая стадия в видообразовании. По достижении достаточной генетической дифференциации скрещивания между популяциями и обмен генами прекращаются и обе ветви становятся отдельными видами (Ньюэл, 1947).

в действительности представлять собой географические расы, замещавшие друг друга вследствие каких-то климатических изменений (фиг. 6).

Палеонтолог, применяя подвидовую категорию, встречается с трудностями, незнакомыми неонтологу. В различных горизонтах могут быть по-разному представлены разные возрастные классы и половые группировки, а также ненаследственные биотопические формы. Однако рассмотрение ископаемых как остатков прежде существовавших популяций обычно приводит к более глубокому анализу, а также позволяет лучше понять родственные связи и значенные эволюционных тенденций. Как и в отношении современных видов, всегда следует иметь в виду, что подвид — это лишь классификационный прием. Более подробное обсуждение подвида в палеонтологии можно найти у Ньюэла (1947, 1956а), Сильвестра-Бредли (1951, 1956) и Симпсона (1961).

**3.3.4. Раса.** Раса, не обозначенная формально как подвид, в таксономической иерархии не признается. Однако термины «подвид» и «географическая раса» часто используются на равных правах маммологами, орнитологами и энтомологами. В других группах

слово «раса» применяют для обозначения локальных популяций внутри подвида.

Природа экологических рас у животных все еще остается спорной (Майр, 1963). Поскольку не существует двух местностей, которые были бы совершенно идентичны по своим условиям, каждый подвид, по крайней мере теоретически, представляет собой также и экологическую расу. Однако некоторые популяции различаются по своим экологическим требованиям, не приобретая таксономически значимых различий. С таксономической, а также и с эволюционной точки зрения более важное значение имеют расы по хозяйну у паразитов и у видоспецифичных растительноядных. Если обмен генами между популяциями, обитающими на различных хозяевах, резко ослаблен, то такие расы по хозяину эквивалентны географическим расам свободноживущих животных. Кроме того, у таких рас по хозяину часто вырабатываются подвидовые признаки.

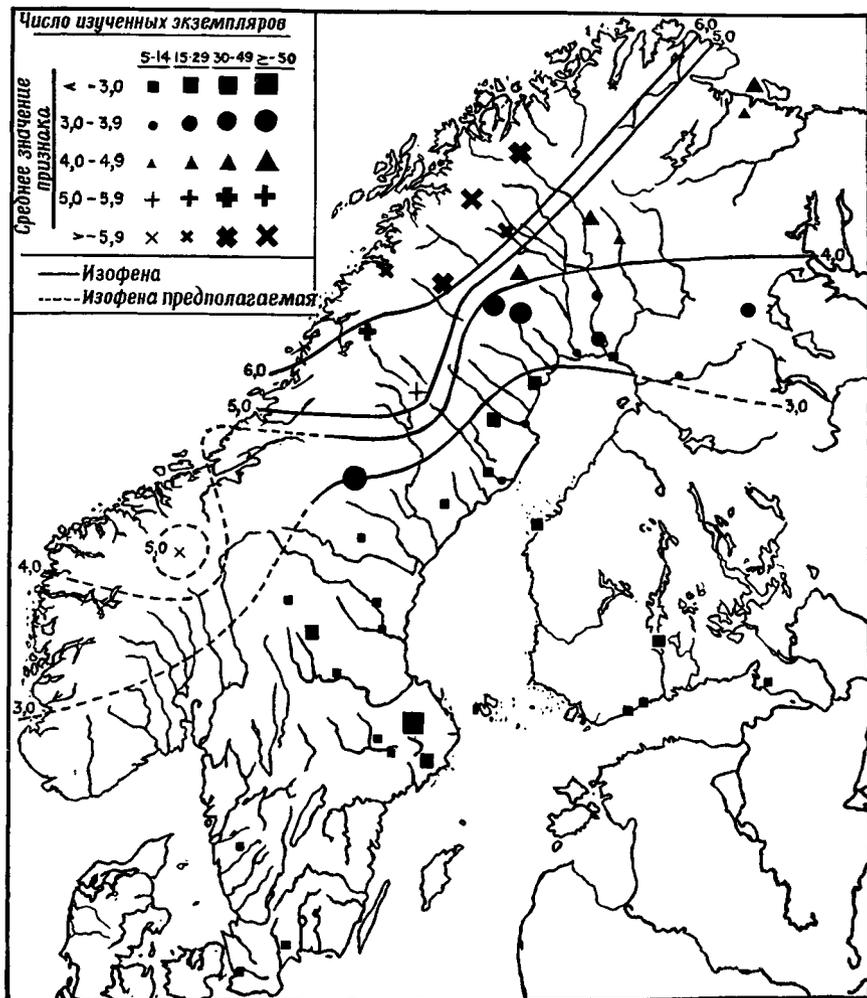
**3.3.5. Клина.** Этот термин был создан Дж. Гексли (1939) для обозначения градиента признака. Клина — не таксономическая категория. Данная популяция может принадлежать к стольким разным клинам, сколько она имеет признаков. Клина образуется рядом смежных популяций, у которых некий данный признак постепенно изменяется. Под прямым углом к клине располагаются линии одинакового выражения признака (точки одинакового фенотипа); такая линия называется *изофеной*. Например, если на протяжении ареала какого-либо вида бабочек процент белых экземпляров изменяется с севера на юг, соответствующие изофены можно нанести на карту (фиг. 7).

Любой морфологический, физиологический или другой генетически детерминированный признак может изменяться клинально. Клины могут быть плавными или «ступенчатыми» с довольно резкими изменениями признака. Клины не получают номенклатурного признания. В самом деле, если географическая изменчивость некоторого вида носит клинальный характер, обычно нецелесообразно различать подвиды, за исключением, возможно, форм, находящихся на двух противоположных концах клины, если они очень различны или разделены явно выраженным уступом. Более подробное обсуждение вопроса о клинах можно найти у Симпсона (1961) и Майра (1963).

**3.3.6. Инфраподвидовые категории.** Подвид — низшая таксономическая категория, признанная в Кодексе номенклатуры (ст. 45с) (13.41).

В те времена, когда подвид еще определяли типологически, неоднократно предлагалось делить гетерогенные подвиды на более мелкие обнадеживающе однородные таксоны и обозначать такие таксоны особыми терминами, как, например, *племя* (*natio*). Теперь, когда стало ясно, что любая локальная популяция отличается от

любой другой, даже если они обитают на расстоянии всего нескольких километров или менее, и что эти популяции нечетко отграничены одна от другой (за исключением случаев, когда они разделены преградами), не остается никаких оправданий тому, чтобы формально признавать бесчисленные локальные подразделения подвидов. Термин *дем* (deme), принятый зоологами в качестве



Фиг. 7. Клима пигментации верхней стороны крыла у самок *Pieris napi* (первая генерация) в разных местностях Фенноскандии (Петерсен, 1949).

На карту нанесены изофены разных оценок пигментации.

эволюционной единицы, соответствующей локальной популяции (Майр, 1963), не может считаться названием таксономической категории.

**3.3.7. Внутрипопуляционные варианты.** Таксоны представляют собой популяции, а популяции — это материал, подлежащий классификации. Феноны, состоящие из внутрипопуляционных вариантов, не имеют таксономического статуса и не заслуживают формального номенклатурного признания. К ним можно применять такие общепотребительные термины, как, например, «альбинос» (13.41). К таким вариантам относятся *морфы*, обнаруживаемые в полиморфных популяциях.

**3.3.8. Совокупности бесполок организмов.** Бесполое размножение посредством партеногенеза, почкования или деления нередко встречается у низших беспозвоночных, причем партеногенез имеет место даже у насекомых и низших позвоночных вплоть до рептилий. Поскольку окончательным критерием конспецифичности животных служит скрещивание и поскольку этот критерий применим только к организмам с половым размножением, в случае таксонов организмов с бесполом размножением определить ранги трудно. Как таксономист должен рассматривать клоны, чистые линии, биотипы и так называемые «штаммы» (*strains*) или «линии» (*stocks*) подобных организмов?

Партеногенез у животных — обычно лишь временное явление. У тлей, ветвистоусых рачков, коловраток и различных других групп самки многих видов бывают партеногенетическими в течение части года, но при изменении окружающих условий возвращаются к половому размножению. Номенклатурного признания такие временные клоны не получают. Рано или поздно они исчезают, либо вымирая, либо возвращаясь в общий генофонд родительских видов, размножающихся половым путем.

В случае линий, постоянно размножающихся бесполом путем, видовую категорию применяют в зависимости от степени морфологических различий. Морфологические различия между клонами можно использовать как показатель лежащего в их основе генетического различия, а последнее в свою очередь — для заключения о вероятности видового статуса. Сгруппировать организмы с бесполом размножением в отдельные таксоны часто оказывается нетрудным делом. Установление ранга этих таксонов, т. е. отнесение их к определенной категории, носит обычно несколько произвольный характер. Природа, к сожалению, не всегда так аккуратна, как хотелось бы систематику.

**3.3.9. Нейтральные термины.** Для таксономической работы очень удобно иметь несколько терминов, которые можно было бы свободно применять к фенонам, особенно в случаях, проанализированных не до конца. Это так называемые «нейтральные термины». Из них чаще всего используют термины *форма* — для отдельной

единицы — и *группа* или *комплекс* — для нескольких единиц. Мы можем говорить о «форме», если мы не знаем, является ли фенон, о котором идет речь, полноценным видом или подвидом, или же это подвид или индивидуальный вариант. Формами часто называют сезонные варианты и варианты полиморфных видов. Кроме того, этот термин используется во множественном числе для обозначения двух неравнозначных единиц. Например, описывая свойства, общие для какого-либо вида и для подвида другого вида, можно обобщенно говорить о них: «Эти две формы».

Термин *группа* чаще применяют для обозначения какой-либо совокупности близкородственных таксонов, которую не хотят выделить в самостоятельную категорию. Например, в большом роде *Drosophila* различают многочисленные группы видов (группа *melanogaster*, группа *virilis*, группа *obscura* и т. д.). Группа видов — это группа близкородственных и, предположительно, недавно образовавшихся видов. Использование термина «группа видов» в официальной таксономии в последние годы расширяется, так как это сокращает необходимость в различении подродов. В больших политипических видах термин «группа» применяют также для групп подвидов. Обыкновенная палеарктическая сойка *Garrulus glandarius* образует в целом 28 подвидов, которые можно разбить на семь групп подвидов (группа *garrulus*, группа *bispecularis* и другие). Реже термином «группа» обозначают совокупности родов и других высших категорий. Иногда в качестве синонима слова «группа» используют слово «комплекс».

Для высших категорий обычно употребляют такие термины, как *секция*, *серия* и *раздел*. Однако их применение не стандартизовано, и в разных ветвях зоологической систематики их используют для обозначения категорий: как выше, так и ниже уровня семейства отряда или класса.

### 3.4. Популяционная таксономия

Начиная со второй половины XIX в. систематики стали уделять все больше внимания описанию новых подвидов и установлению границ политипических видов; эта тенденция продолжится до сих пор, и она привела к тонкому смещению акцентов и изменению общих взглядов. Развитие представления о видовом таксоне как о совокупности популяций, подверженной географической изменчивости, ускорило замену типологической концепции вида и его таксономического эквивалента, морфологического вида, биологической концепцией вида. Таксономиста уже не удовлетворяло разделение его коллекций на типы и дублиеты. Он начал собирать представительей каждого вида во многих местностях, стараясь в каждой местности собрать большую серию. Подобного рода исследования были

начаты во второй половине XIX в. почти одновременно орнитологами, энтомологами и малакологами.

Хотя изучение популяций заняло доминирующее положение в систематике сравнительно недавно, его корни уходят в додарвиновский период. Краткий исторический очерк можно найти у Майра (1963; гл. 11 и 12).

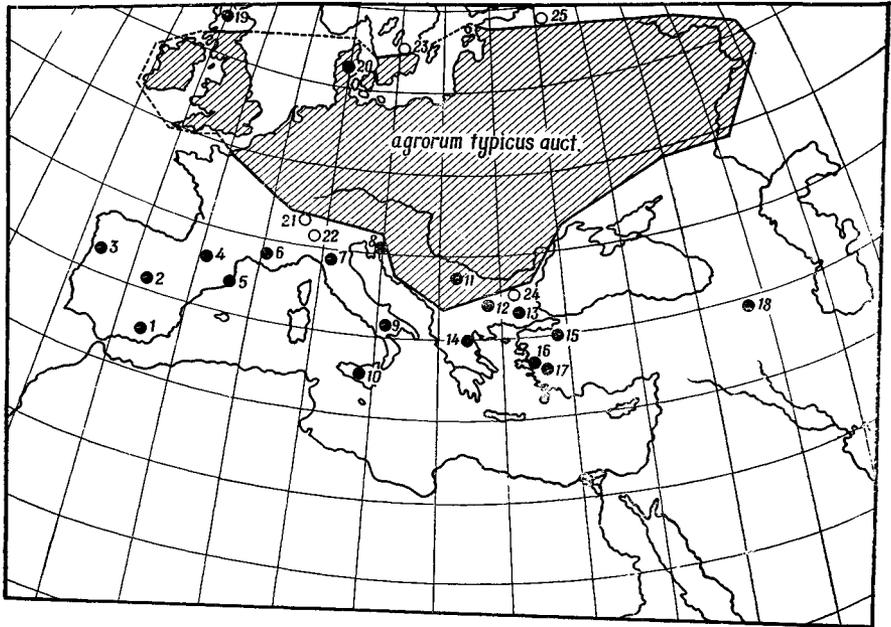
Популяции изменчивы; поэтому описание, измерение и оценка изменчивости стало одним из основных занятий таксономиста, который изучает таксоны низших категорий. Типологу было достаточно иметь один или два «типичных» экземпляра вида; когда их оказывалось больше, он избавлялся от них как от «дублетов». Современный систематик старается собрать большую серию из многих местностей по всему ареалу вида. Затем он оценивает этот материал, применяя методы популяционного анализа и статистики (гл. 8В).

Популяционно-таксономические работы не только позволили упростить таксономию путем введения политипических видов, но создали также новый подход к исследованию эволюции. Систематики способствовали созданию многих важных концепций, и одно из их основных достижений заключается в том, что они помогли ввести в биологию популяционную концепцию (1.3.2).

### **3.5. Популяционная структура**

Изучение популяционной структуры видов показывает, что принятое деление видов на подвиды создает совершенно неадекватное, а иногда даже неверное представление о реальных явлениях. Вид нельзя считать совокупностью «маленьких видов», называемых подвидами. Скорее вид состоит из бесчисленных локальных популяций, или демов, которые находятся друг с другом в определенных отношениях. Если изучать виды строго с точки зрения их популяционной структуры, то оказывается, что их лучше всего можно описать в терминах трех основных популяционных явлений (Майр, 1963, гл. 13).

**3.5.1. Непрерывный ряд популяций (популяционный континуум).** Большая часть ареала многих видов, особенно центральная часть, занята серией в значительной мере соприкасающихся популяций. Даже при наличии небольших разрывов в распространении, обусловленных неподходящими местообитаниями, эти разрывы преодолеваются в результате постоянного расселения, приводящего к интенсивному обмену генами между популяциями. В таком популяционном континууме наблюдается в основном клинальная изменчивость. Концевые популяции на противоположных концах континуума могут сильно различаться фенотипически и заслуживать выделения в качестве самостоятельных подвидов (3.3.5) (фиг. 8).

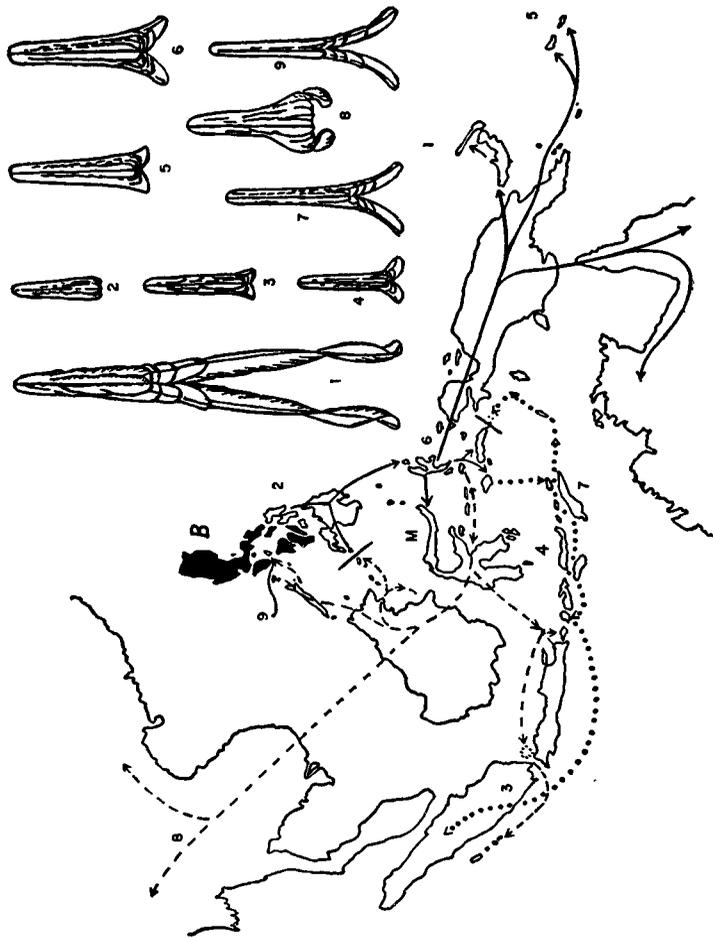


Фиг. 8. Характер географической изменчивости шмеля *Bombus agrorum* (по Рейнигу).

В непрерывном ареале номинативного подвида *agrorum* географическая изменчивость мала, тогда как каждая периферическая изолированная популяция (номера 1—24) четко обособлена и большей частью признается отдельным подвидом.

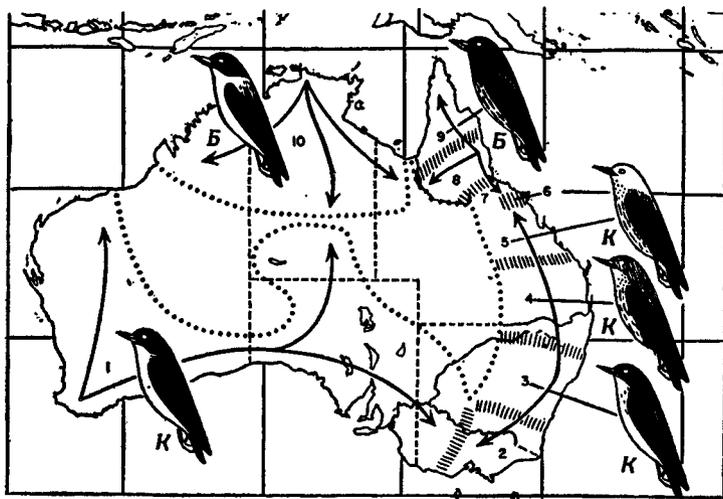
**3.5.2. Географический изолят.** Этим термином обозначаются любые географически изолированные популяции или группы популяций, для которых свободный обмен генами с другими популяциями того же вида ограничен или вообще невозможен. В этом смысле любая островная популяция представляет собой изолят, и изоляты вообще особенно часто встречаются на периферии видového ареала. Изоляты нередко отличаются настолько сильно, что заслуживают подвидового ранга. Биологическое значение географического изолята заключается в том, что каждый изолят независимо от его таксономического ранга представляет собой зарождающийся вид; он является важной единицей эволюции (фиг. 9).

**3.5.3. Зона вторичной интерградации.** Во всех случаях, когда географический изолят восстанавливает контакт с основной частью вида, между ними происходит скрещивание, если только у изолята еще не успели развиться эффективные изолирующие механизмы. В зависимости от степени генетического и фенотипического различия, достигнутого изолированными прежде популяциями, возникает более или менее ясно выраженная гибридная зона, или зона вто-



Фиг. 9. Периферические изоляты в конечных точках линейного экспансии политипического вида птиц *Dicrurus hottentottus* (Майр и Вори 1948).

Цифрами обозначены ареалы девяти форм, хвосты которых изображены вверху справа. Хвосты 4 и 6 типичны для большинства популяций вида; хвосты периферических форм 1—3, 5 и 7—9 представляют собой отклонения от основного типа и специализированы в разных направлениях.



Фиг. 10. Зоны вторичной гибридизации у поползней (*Neositta*) Австралии (Майр, 1963).

Стрелками показано расселение из убежищ, в которых птицы пережили период постледниковой засухи. Всюду, где встречаются две формы, бывшие ранее изолированными, они образуют зоны гибридизации (показаны штриховкой). *К* — подвид с красной полосой на крыле; *Б* — подвид с белой полосой на крыле.

ричной интерградации (фиг. 10). Линии слияния бывших изолятов можно обнаружить у многих видов.

Лишь в немногих группах животных популяционная структура видов изучена настолько хорошо, что возможен такой детальный анализ. Подобный анализ провел Кист (1961) для всех видов ряда семейств австралийских птиц. Исследование популяционной структуры видов не заменяет классическую таксономию, но является дополнительным усовершенствованием классических методов. Оно возможно только в группах, где таксономический анализ и сбор материала из разных популяций достигли достаточно высокой стадии, позволяющей проводить такой детальный анализ.

### 3.6. Новая систематика

Подход систематика-популяциониста довольно сильно отличается от простого распределения по ящикам, характерного для классической линнеевской систематики. Чтобы подчеркнуть это различие, Гексли (1940) ввел термин *новая систематика* для обозначения нового подхода, но корни этого подхода в действительности уходят в первую половину XIX в., причем некоторые зачатки новой

систематики можно обнаружить в произведениях таксономистов, написанных 125 лет назад. У каждого поколения есть своя новая систематика, и то, что мы считаем новой систематикой в 1968 г., может оказаться очень старой систематикой всего через 50 лет. Некоторые авторы противопоставляют новую систематику альфа-таксономии. Это противопоставление вводит в заблуждение. Майр (1964с) писал:

Что же такое новая систематика? Вероятно, ее лучше определить как некую точку зрения, подход, общую философию. Она возникла прежде всего как протест против номиналистского, типологического и совершенно небиологического подхода некоторых, к сожалению слишком многочисленных, таксономистов предшествующего периода.

Приверженец новой систематики считает себя биологом, а не клерком-регистратором. Отсюда вытекает ряд четко определенных следствий, касающихся его отношения к своему материалу и к различным методам:

1. Он постоянно сознает, что классифицирует организмы, а не остатки организмов или просто названия.

2. Ввиду этого он придает большое значение так называемым биологическим признакам, т. е. неморфологическим данным, получаемым при исследованиях поведения, физиологии, биохимии, экологии и т. д.

3. Он понимает, что все организмы встречаются в природе как члены популяций и что отдельных особей можно изучать и надлежащим образом классифицировать лишь в том случае, если рассматривать их как выборки из природных популяций.

4. Как следствие, он стремится собрать статистически адекватные выборки; для видов, подверженных значительной изменчивости, такие выборки нередко должны насчитывать сотни и тысячи экземпляров, с тем чтобы можно было провести исследование индивидуальной и географической изменчивости с применением наилучших биометрических и статистических приемов.

Если попытаться описать современный облик новой систематики, мы тотчас убедимся, что каждый пункт представляет собой продолжение некоторой тенденции, которая в большинстве случаев возникла более 100 лет назад. Упомянем некоторые из них:

1. Использование все более разнообразных признаков и упорный протест против ключевых признаков и против классификаций, построенных на основании одного-единственного признака, как это делается при типологическом подходе.

2. Готовность использовать новые приемы и методы, такие, как:

- а) визуальный анализ (по сонограммам и т. п.) звуков, издаваемых насекомыми (цикадами, прямокрылыми), лягушками и птицами;
- б) анализ брачного поведения и поведения другого рода;
- в) использование биохимических признаков, особенно тех, которые выявляются различными методами анализа белков;
- г) использование вычислительных машин, для того чтобы уменьшить опасность субъективности в оценке признаков.

3. Дальнейшая разработка ряда концепций, например:

- а) более четкое разделение таксона и категории;
- б) признание подвида категорией, но не эволюционной единицей;
- в) более ясное понимание причин сходства и различия между таксонами.

Совершенно очевидно, что новая систематика не является ни специальным приемом, ни специальным методом, а скорее представляет собой, как я уже говорил, некую точку зрения или подход, применимый на любом таксономическом уровне.

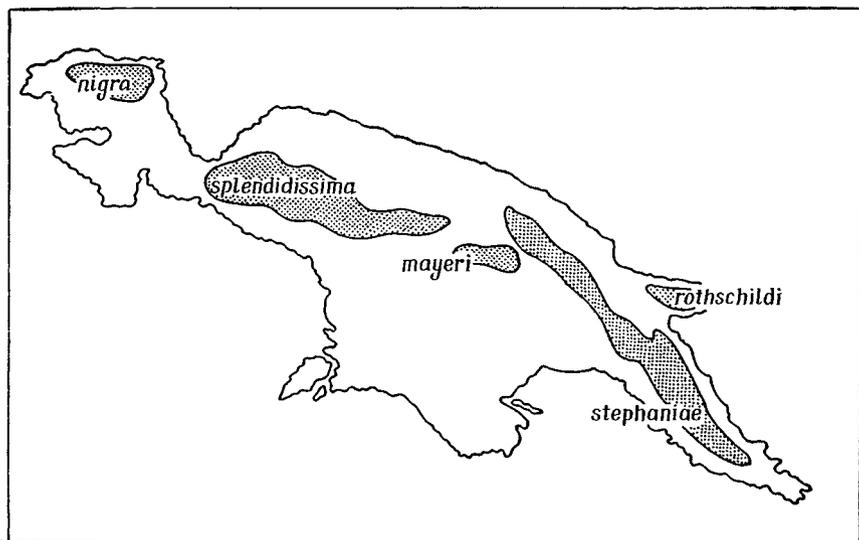
Несколько иную трактовку характерных тенденций в современной таксономии можно найти у Симпсона (1961).

### 3.7. Надвид

Аллопатрические популяции нередко отличаются одна от другой настолько сильно, что их можно почти без колебаний считать разными видами. Ренш (1929) предложил для таких групп аллопатрических видов немецкий термин *Artenkreis*. Поскольку в буквальном переводе «круг видов» (*circle of species*) часто понимают неверно, Майр (1931) ввел термин «надвид» (*superspecies*) как удобный международный эквивалент.

*Надвид* — это монофилетическая группа близкородственных и в значительной мере или полностью аллопатрических видов.

Если ареалы видов, входящих в состав данного надвида, нанести на карту, то обычно получается такая же картина, как и в случае политипического вида. Однако имеются три рода доказательств, позволяющих установить, что между видами, составляющими надвид, возникла репродуктивная изоляция. Либо все эти виды, хотя и полностью изолированные один от другого, морфологически столь же различны, как симпатрические виды соответствующего рода, либо в некоторых областях между ними существует географический контакт (*парапатрия*) без взаимного скрещивания,



Фиг. 11. Надвид райских сорок (*Astrapia*) в горах Новой Гвинеи.

Некоторая гибридизация была отмечена в зоне контакта между *mayeri* и *stephaniae*.

либо ареалы этих видов действительно несколько перекрываются. Надвиды не получают номенклатурного признания, но их отмечают как таковые в монографиях и каталогах путем соответствующего использования заголовков или символов. Они имеют значение главным образом для зоогеографических исследований и при изучении видообразования. Примеры надвидов и более подробное обсуждение можно найти у Майра (1963; фиг. 11), а также у Кэйна (1955) и Амадона (1967).

Виды, составляющие надвид, первоначально называли *полувидами* (semispecies). Однако различные авторы предложили расширить термин *полувид* и включать сюда не только членов надвида, но все пограничные случаи видообразования (Майр, 1963).

**ТЕОРИИ  
БИОЛОГИЧЕСКОЙ  
КЛАССИФИКАЦИИ  
И ИХ ИСТОРИЯ**

**4.1. Введение**

Если бы таксономист ограничивался описанием и именованием видов, то ввиду существования на земном шаре нескольких миллионов видов животных он так и не смог бы выбраться из хаоса множества форм. Задача классификации заключается в том, чтобы привести этот хаос в порядок. Способность классифицировать предметы окружающей среды присуща не только человеку. Эта способность, хотя и не выраженная словесно, появляется значительно ниже человеческого уровня. Животные, как о том свидетельствуют их реакции, классифицируют объекты своего окружения на «пищу» и «непищу», на «конкурентов» и «потенциальных партнеров по спариванию», они отличают «врагов» от «жертвы». Человек классифицировал предметы, используя для этого родовые или собирательные термины, с тех пор, как появилось речевое общение. Классификация человеком животных, встречающихся в окружающей его среде, так же стара, как сам человек, хотя первые классификации были, вероятно, весьма общими и нечеткими, о чем свидетельствуют такие термины, как «животные», «жуки» или «черви». Хорошая классификация делает доступной для биологов и, по сути дела, для каждого, имеющего дело с организмами, огромное количество разнообразной информации. Она рождает смысл посредством ассоциаций. Таким образом, цель систематики состоит в том, чтобы построить систему, имеющую высокую прогностическую ценность и открывающую доступ к максимальному количеству информации.

Смысл и принципы биологической классификации, а также все сопутствующие трудности прекрасно описаны Симпсоном (1961) и многими другими авторами, например Миченером (1957), Бекнером (1959), Кэйном и Харрисоном (1960), Кэйном (1962), Гизином (1964) и Майром (1965а, 1965с). Данная глава посвящена обсуждению истории и теории классификации. О приложении этой теории, т. е. процедуре построения классификации, речь пойдет в гл. 10.

Классификацию трудно определить, не попадая в порочный круг

и не привлекая для этого термины, которые подгоняют определение к той или другой конкретной теории классификации. Большинство зоологов, быть может, согласилось бы принять следующее предварительное определение:

*Зоологическая классификация — это распределение животных по группам на основании их сходства (similarity) и родства (relationship) в самом широком смысле последнего слова. Два термина, сходство и родство, использованные в этом определении, служат причиной споров, бушевавших на протяжении веков.*

## **4.2. История теорий классификации**

История таксономии так же стара, как и человечество. Начиная с появления человека можно наметить ряд периодов или уровней в развитии знаний и понимании таксономии. Симпсон (1961) во второй главе своей книги дает хороший обзор истории таксономии и развития современной теории, гораздо глубже затрагивая философские аспекты предмета, чем данный краткий очерк. Симпсон дает также ссылки на другие работы по истории таксономии, такие, как его собственная более ранняя работа (Симпсон, 1959) и, например, работы Кэйна (1958 и далее) и Хопвуда (см. Спраг, 1950).

Мы будем различать шесть исторических периодов, которые выделены несколько произвольно. Границы между различными периодами довольно расплывчатые, и иногда на протяжении одного и того же периода наблюдается одновременно несколько разных тенденций. Развитие классификации различных групп животных (и изучение животных из различных областей) происходило неравномерно. В некоторых группах членистоногих и других беспозвоночных деятельность исследователей все еще сосредоточена на определении и описании, тогда как в некоторых лучше изученных группах (как, например, птицы, млекопитающие или бабочки) на первый план выступают методы популяционной систематики.

Достаточно полной истории таксономии пока не существует; в обычных учебниках истории зоологии и ботаники она рассматривается поверхностно и в чисто описательном плане. В самом деле, трудно было пытаться создать подлинную историю таксономии, пока не были выявлены корни ее метода и принципа, лежащие в эссенциализме (4.3.2), в аристотелевой логике и в номинализме (4.3.3).

Ниже мы сделали попытку дать краткий очерк истории таксономии с использованием некоторых недавно полученных данных.

**4.2.1. Первый период: изучение местных фаун.** Представители даже самых примитивных племен нередко оказываются великолепными натуралистами и дают видовые названия наиболее приметным растениям и животным своей страны. Племена, обитающие

близ морского берега, обычно имеют названия для всех видов прибрежных рыб и для всех съедобных и ядовитых прибрежных беспозвоночных. Схемы классификации различаемых совокупностей обычно примитивны (Конклин, 1962), но у некоторых племен Азии и Америки обнаружены биноминальные названия, так что Линней нельзя считать их единственным автором.

Некоторые ученые Древней Греции, в частности Гиппократ (460—377 до н. э.), перечисляли сорта животных, но в сохранившихся фрагментах их работ нельзя найти указаний на существование какой-либо классификации. Отцом биологической классификации, несомненно, был Аристотель (384—322 до н. э.). В течение нескольких лет он жил на острове Лесбос, где, по-видимому, посвятил себя почти исключительно изучению зоологии, в частности изучению морских организмов. Он занимался не только сравнительной морфологией, но уделял также много внимания изучению эмбриологии, образа жизни животных и экологии. Подчеркивая, что необходимо принимать во внимание все признаки, он писал: «Животных можно характеризовать по их образу жизни, поведению, привычкам и по строению частей их тела». Он называл такие основные крупные группы животных, как птицы, рыбы, киты и насекомые, различая среди последних группы *Mandibulata* и *Haustellata*, а также крылатых и бескрылых; он использовал определенные термины для более мелких групп, такие, как *Coleoptera* и *Diptera*, которые сохранились до сих пор. Он установил многочисленные сборные категории, или роды, используя в качестве различительных признаков наличие или отсутствие крови, двуногость или четвероногость, наличие волосяного покрова или оперения, наличие или отсутствие наружной раковины и т. д. Это было огромным прогрессом по сравнению с тем, что существовало ранее, и система Аристотеля господствовала в классификации животных в течение следующих 2000 лет. И все же Аристотель не создал упорядоченной последовательной классификации животных.

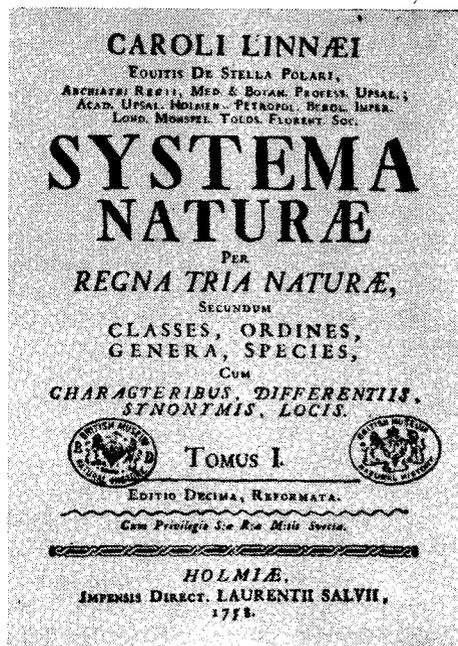
Аристотель, однако, был не только отцом биологической таксономии, но и приверженцем целостной философии (включая метафизику) и основателем логики, и его философские концепции оказали на таксономию значительно больше влияния, чем сама предложенная им классификация. Помимо всего прочего, по существу именно Аристотель подал натуралистам и философам идею располагать животных по единой градационной естественной шкале в соответствии со степенью их «совершенства» (Лавджой, 1936). Это привело к стремлению классифицировать животных на «низших» и «высших», которое после 1859 г. было выражено в эволюционных терминах.

Подобным же образом, именно благодаря Аристотелю и его последователям (в том числе Линнею), в таксономии укоренился «типологический» или эссенциалистский способ мышления (4.3.2).

В конце концов типологический подход был заменен популяционным (1.3.2 и 3.4). Типологию не следует путать с методом типов в современной номенклатуре (13.48).

Стремительное возрождение естественной истории после средневековья наряду с энергичными исследованиями всего земного шара и открытиями, начавшимися с XV в., привело к резкому увеличению числа известных сортов животных и растений. Однако знаменитые энциклопедии Геснера (1551—1558) и Альдрованди (1599) либо строились по алфавитному принципу, либо следовали примитивной классификации Аристотеля. Из всех авторов долиннеевского периода наиболее естественную классификацию создал Джон Рэй (1627—1705). В целом в этот период ботаники шли далеко впереди зоологов и первыми стали искать новые методы и новые принципы. Эти попытки достигли апогея в следующем периоде.

**4.2.2. Второй период: Линней и его современники.** Великий шведский натуралист Линней (1707—1778) оказал столь значительное влияние на все последующее развитие, что его называют отцом таксономии (фиг. 12). В десятом издании своей „Systema



Фиг. 12. Карл Линней (1707—1778) и титульный лист его основополагающей работы по зоологической номенклатуре.

naturae» (1758) он впервые последовательно применил к животным метод биномиальной номенклатуры (13.11, 13.12).

Сам Линней не рассматривал это как существенное достижение и гораздо больше гордился тем, что последовательно применил к классификации систему аристотелевой логики. Мир, каким мы его видим, был для него созданием бога, и классификация была отображением определенного плана творения. Для последователей Аристотеля слова «природа» и «естественный» (например, «естественная система») имели совершенно особый специальный смысл (Кэйн, 1958). Они относились к операциональным проявлениям «сущности» (essence) живых тварей (в терминах томистской философии) (4.3.2). Будучи великим новатором в том, что касается его биномиального метода и чрезвычайно полезных каталогов названий и диагнозов, Линней в своих основных философских представлениях возвращался назад, к схоластической философии средних веков и к Аристотелю. Однако удобства строгой иерархии категорий и недвусмысленной биномиальной номенклатуры оказались столь велики, что следующим поколениям не составило большого труда, отбросив философию Линнея, сохранить то лучшее, что было в его методе. В последние годы подверглась сомнению даже ценность биномиальной номенклатуры (13.13, 13.14).

Большинство ранних классификаций представляло собой открытые определительные схемы, основанные на отдельных признаках. Обычно они строились как простые дихотомические таблицы с использованием отдельных ключевых признаков. Последние часто были связаны с широкими или узкими адаптациями; так, например, Плиний разделял животных на наземных, водных и воздушных. В одну группу объединяли водоплавающих птиц с перепончатыми лапами, а в другую — болотных птиц с длинными ногами. Этот прагматический подход дополнялся различными таксономическими теориями (4.3.2), достигшими предельного выражения в „Systema naturae“ Линнея. Наиболее вдумчивые натуралисты скоро поняли, что эти определительные схемы часто приводят к созданию чрезвычайно гетерогенных групп, т. е. к «искусственным классификациям». Ботанику Иеронимусу Боку принадлежит первая явная попытка (1546 г.) сгруппировать растения, сходные друг с другом по внешним признакам, или, как он это формулировал, растения, которые природа, видимо, объединила сходством формы.

Даже после того, как начали руководствоваться подобными принципами, положение улучшалось лишь очень медленно. Ранние классификации представляли собой любопытную смесь «естественных» и искусственных групп. Например, растения иногда подразделяли на мхи, папоротники, злаки, травы, кустарники и деревья. Три первые группы соответствуют естественным таксонам, а три последние — нет. Такой же характер носит разделение животных на Vermes, Insecta и Vertebrata, поскольку Vermes — это искусст-

венный конгломерат животных червеобразной формы. Исследование все большего числа признаков приводило к непрерывному совершенствованию классификации, позволяя выделять группы, сходные по многим, а не только по ключевым признакам. Сам Линней применил этот эмпирический подход к тем группам, которые он знал лучше всего, например к насекомым, создав классификацию, которая в значительной мере приемлема до сих пор. Созданные им классификации других групп, таких, как птицы, амфибии и низшие беспозвоночные, были весьма неудачны.

Аристотелю философия Линнея сурово критиковали современные ему натуралисты эмпирического или номиналистского направления, в частности М. Адансон.

**4.2.3. Третий период: эмпирический подход.** Сто лет, прошедшие от опубликования десятого издания „*Systema naturae*“ до выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина, были периодом незаметных, но постоянных изменений. Дедуктивные априорные принципы постепенно выходили из употребления, и таксономисты все более и более склонялись к тому, чтобы разделять таксоны эмпирически, на основании всей совокупности признаков, а не только нескольких «существенных» признаков. Термин «естественная система» утратил линнеевское значение системы, основанной на врожденной «природе» организмов (как это определяет схоластическая философия); «естественная» стало означать, что система не искажена предвзятыми представлениями и основана на рассмотрении всей совокупности признаков. В конечном счете то, что последователи Аристотеля считали «естественным», стали рассматривать как произвольное и искусственное.

Ламарк (1744—1829), который жил в этот период, не оказал заметного влияния на развитие событий, если не считать некоторого чисто практического вклада, сделанного им в области классификации беспозвоночных. Влияние Кювье (1769—1832) было гораздо более значительным (Колмен, 1964). Его теория таксономии представляла собой необыкновенную смесь старомодных концепций (таких, как априорное определение относительных весов признаков на основании их физиологического значения) и некоторой весьма здоровой практической таксономии. Его утверждение о полной независимости четырех главных типов (ветвей) животных — позвоночных, моллюсков, членистоногих и радиально симметричных — было погребальным звоном для *scala naturae*, которая все еще господствовала в классификации Ламарка. Теперь, когда беспозвоночные — «бескровные» животные — были разделены на несколько групп, стало легче продолжить расформирование неестественных группировок, и по существу именно это было основным занятием зоологов в течение первой половины XIX в.

Для этого периода характерно быстрое и неуклонное увеличение числа известных животных. Кругосветные путешествия по-

знакомили зоологов с животными Африки, Австралии и обеих Америк. На смену местным натуралистам пришли специалисты, изучавшие птиц, рептилий, моллюсков или насекомых, или даже какую-либо отдельную группу насекомых — бабочек, жуков или муравьев.

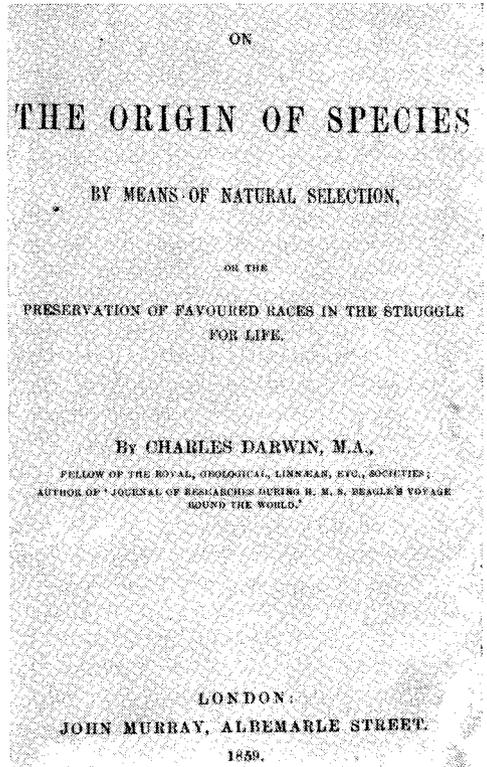
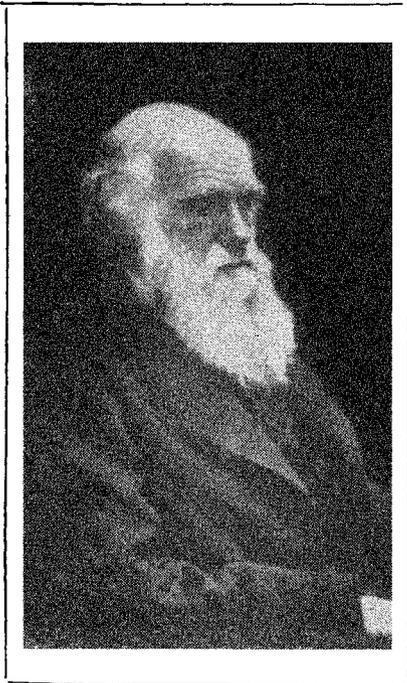
Работа систематиков этого периода подтвердила убеждение ранних натуралистов в том, что бесконечное разнообразие живого мира организовано в естественные группы. Существуют лазоревые птицы (*Sialia*) — одно из подразделений дроздовых (*Turdidae*), образующие вместе со многими другими подобными подразделениями группу певчих птиц (*Oscines*), которая является одним из подразделений птиц, принадлежащих к позвоночным, и т. д. Таксономисты-эмпирики этого периода проделали замечательную работу, создавая «естественную систему» в новом смысле этого слова. Однако, разочарованные философскими теориями последователей Аристотеля, номиналистов и Ламарка, а также будучи слишком заняты исследованием лавины новых видов, обрушившейся на музеи, они не пытались придать смысл открытой ими упорядоченности природы.

Лучших из эмпириков не удовлетворяли простые поиски «общих признаков»; они разработали все основные методы и принципы классификации, которые до сих пор признаются весьма эффективными для создания хороших таксонов. В частности, они создали принципы апостериорного взвешивания признаков, например путем изучения их корреляции с другими признаками (10.4). Хотя Рэй, а до него и другие подчеркивали тот факт, что одни признаки коррелируют с естественными группами лучше, чем другие, система эмпирической апостериорной оценки признаков развилась только в этот послелиннеевский период отчасти как сознательный протест против аристотелева априоризма. Эмпирики также произвели оценку разрывов между таксонами и подтвердили иерархическую структуру категорий (см. гл. 5) на основании степени сходства.

**4.2.4. Четвертый период: Дарвин и филогения.** До 1859 г. таксономисту приходилось делать выбор между двумя альтернативами, чтобы объяснить естественность системы. Он мог принять сторону номиналистов и утверждать, что естественных группировок не существует и что таксоны произвольны и представляют собой лишь результат деятельности человеческого разума, стремящегося к упорядочиванию. Этой точке зрения столь явно противоречила эмпирически установленная естественность большинства таксонов, что к 1859 г. она едва ли имела приверженцев. Альтернатива заключалась в том, чтобы считать упорядоченность природы предначертанием Создателя, а каждый таксон — совокупностью вариантов некоего основного типа, неизменно несущих в себе сущность этого типа. Великая заслуга Дарвина состоит в том, что он в «Происхождении видов» предложил третью возможность (фиг. 13).

Когда Чарльз Дарвин (1809—1882) в 1831 г. занял место натуралиста на «Бигле», он еще придерживался креационистской догмы. Однако во время этого путешествия он столкнулся со столь многочисленными примерами распространения, изменчивости, строения и адаптации, которые было совершенно невозможно интерпретировать с позиций креационизма, что он дал им эволюционное толкование. Внезапно загадка естественной системы была решена. «Естественные» группы существуют потому, что члены каждой такой группы происходят от общего предка. К счастью, признание эволюции не влекло за собой необходимости какого-либо изменения в методике таксономии. Таксономисту уже не надо было «создавать» таксоны, это сделала за него эволюция. А ему оставалось лишь открывать такие группы.

Не вызывает ни малейшего удивления, что принятие эволюционной теории практически не оказало влияния на уже утвердив-



Фиг. 13. Чарльз Дарвин (1809—1882) и титульный лист его основополагающей работы по эволюционной биологии.

шие системы классификации. Оно лишь позволило дать разумное обоснование тому, что уже стало повседневной практикой для лучших таксономистов-эмпириков. Эволюционная теория позволила объяснить, почему изменчивость в природе не непрерывна, а слагается, по словам Дарвина, «из групп внутри групп».

Но Дарвин не только создал теоретические основы естественной системы; он дал также несколько ясных практических правил, как избегать порочного круга в рассуждениях, что было свойственно Линнею, Кювье и другим его предшественникам. В этом ему очень помогла многолетняя усердная работа по классификации усоногих раков. Значительно яснее, чем большинство его последователей, Дарвин понимал, что в ходе филогенеза осуществляются два процесса — ветвление и последующая дивергенция. Соответственно Дарвин (1859) подчеркивал, что разделение таксонов должно основываться на ветвлении («общность происхождения»), но что, возводя эти таксоны в ранг той или иной категории, следует учитывать «различную степень происшедших в них изменений».

Дарвин сделал еще один фундаментальный вклад в теорию таксономии. Он, подобно эмпирикам, не был согласен ни с априорным взвешиванием таксономических признаков, которое практиковали Линней и Кювье, ни с отказом от всякого взвешивания; вместо этого он предложил (1859) ряд эмпирических правил для отыскания таксономически ценных признаков, т. е. для апостериорной оценки. Эти правила предусматривали постоянное наличие рассматриваемого признака у родственных форм, «особенно у форм, сильно различающихся по образу жизни», и в первую очередь устойчивого комплекса нескольких признаков («мы знаем, что такие коррелированные или сцепленные признаки представляют особую ценность в классификации»). Симпсон (1959, 1961) и Кэйн (1959а) четко показали, каков был вклад Дарвина в теорию таксономии.

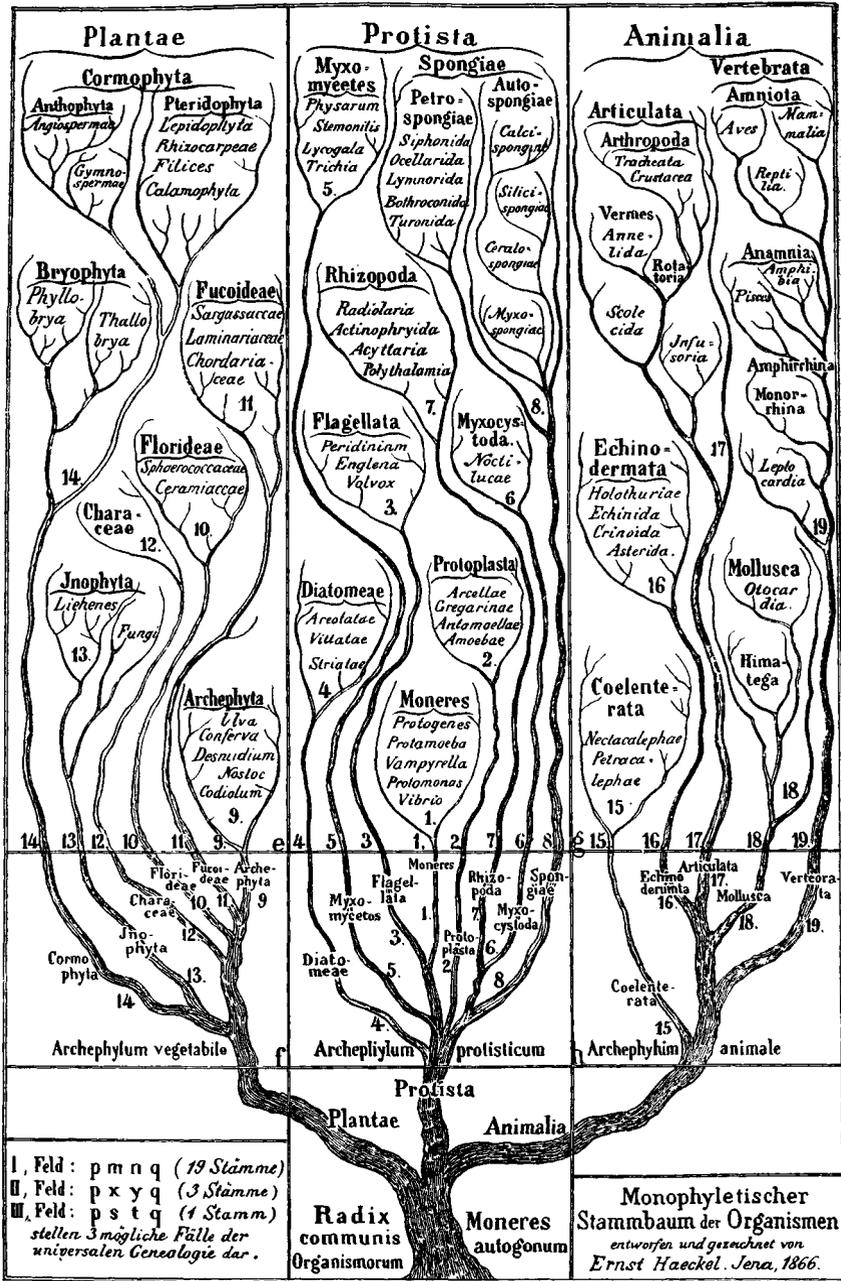
Следующие за Дарвином поколения изучали естественную систему прежде всего как важное свидетельство в пользу эволюционной теории. Только сравнительно недавно теория биологической классификации стала разрабатываться как таковая, как ветвь методологии и философии науки. Только тогда было признано, что априорные принципы, полезные при классификации неживых объектов, большей частью неприменимы, а быть может, просто ошибочны в применении к организмам, информационное содержание которых претерпело эволюцию (4.3.6).

Таксономисты-эмпирики были чрезвычайно воодушевлены тем, что эволюционная теория Дарвина придала смысл их работам по классификации, и продолжали работать с еще большей энергией. Теперь на первый план особенно сильно выдвинулся один аспект, а именно поиски недостающих звеньев между таксонами, кажущимися несвязанными, и реконструкция «примитивных предков».

Эффективным стимулом для работ такого рода были филогенетические деревья (фиг. 14) и рассуждения Эрнста Геккеля (1834—1919). На протяжении второй половины XIX в. биологи занимались главным образом поиском фактов, подтверждающих эти филогенетические деревья и совершенствующих их схему, что привело к буму в области сравнительной систематики, сравнительной морфологии и сравнительной эмбриологии. Хотя полученные данные оказались далеко не столь окончательными, как тогда полагали, это внимание к филогении привело к появлению ряда хороших исследований и вызвало интерес к аберрантным группам организмов, которыми иначе вряд ли стали бы заниматься. Еще более важно, что эти описательные исследования создали основу для функциональных и экспериментальных отраслей биологии, расцвет которых начался в 70—80-х годах XIX в.

Период открытия новых основных форм животных в целом закончился задолго до конца XIX в. К этому времени уже отпала необходимость доказывать факт эволюции. Систематика перестала быть модной областью, и таксономисты были вынуждены сосредоточиться на необходимой, хотя и утомительной, работе по описанию, диагностике и классификации видов, число которых казалось бесконечным. Среди тех, кто занимался описанием видов, была небольшая доля дилетантов, которые дискредитировали эту область исследования созданием многочисленных синонимов и излишним дроблением семейств и родов. Другие извлекали на поверхность давно забытые синонимы, вызывая этим раздражение прочих биологов, которые совершенно справедливо жаловались, что тем самым сводится на нет основная функция номенклатуры как системы, позволяющей быстро отыскать нужную информацию. Не подлежит сомнению, что систематика в конце XIX и в начале XX в. приобрела дурную славу. Положение осложнилось в связи с тем, что таксономисты выступили против необычайно популярного и мощного раннего менделизма с его антиселекционистской и сальтационистской интерпретацией эволюции. Однако в двадцатых годах XX в. наметился поворот к лучшему.

**4.2.5. Пятый период: популяционная систематика.** Из соображений удобства систематики продолжали рассматривать виды типологически как неизменные единицы еще долгое время после того, как порочность типологической догмы стала очевидной. Однако всякий раз, когда сравнивались выборки из популяций, взятые в разных частях ареала некоторого вида, между ними обнаруживались большие или меньшие различия. В конце концов это привело к замене видов, определенных типологически, на политипические виды, состоящие из разных (в пространстве и во времени) популяций. Исследование и сравнение популяций, принадлежащих к одному виду, стало главной целью популяционной систематики (3.4). История этого процесса, начавшегося в первой половине



Фиг. 14. Филогения живых существ, как ее представлял себе Геккель (1866), схематически изображенная в виде дерева.

XIX в. и достигшего максимума в 30-х и 40-х годах XX в., подробно описана Майром (1942, 1963). Замена типологического мышления мышлением в концепциях популяции имела важные последствия во многих областях таксономии. Рассмотрение таксонов как популяций или совокупностей популяций значительно облегчало изучение изменчивости и определение низших таксонов и категорий. «Новая систематика», как ее назвал Дж. Гексли (1940), вела к пересмотру концепции вида и к биологизации систематики. Систематик-популяционист понимает, что в природе все организмы являются членами той или иной популяции, что отдельные экземпляры не могут быть оценены и соответствующим образом классифицированы, если их не рассматривать как выборки из естественных популяций.

В тот же самый период на первый план выступили еще два аспекта. Один из них можно назвать биологическим подходом к таксономии. Систематик все более и более уходил из музея в поле, он все больше дополнял морфологические признаки признаками живых организмов, касающимися поведения, экологических требований, физиологии и биохимии. Таксономия действительно стала биологической таксономией. Другим событием было введение в таксономию эксперимента. Хотя эксперименты проводились главным образом в ботанике, а не в зоологии, тем не менее экспериментальный анализ изолирующих механизмов, особенно у позвоночных, у плодовой мушки и у простейших, а также применение других экспериментальных методов оказались весьма полезными. Однако экспериментальная систематика не превратилась в отдельную область науки, поскольку использование экспериментальных методов не встречало сопротивления.

Популяционная систематика является не альтернативой классической таксономии, а только ее продолжением. В тех группах, где до сих пор полным ходом идет инвентаризация видов и для которых выборки имеются лишь из слишком небольшого числа локальных популяций, методы популяционной систематики применять трудно. Сосредоточившись на популяционном уровне, новая систематика, естественно, мало повлияла на теорию классификации на уровне высших таксонов. Мышление в концепциях популяций, присущее новой систематике, послужило одним из основных источников новой науки — популяционной генетики, которая в свою очередь повлияла на дальнейшее развитие популяционной систематики. Вместе они значительно помогли выяснению наших представлений об эволюции на видовом уровне и сыграли большую роль при проведении великого синтеза в эволюционной биологии.

**4.2.6. Шестой период: современные тенденции.** Для современного периода характерны три явления. Первое из них — пересмотр всей теории таксономии, о чем свидетельствуют работы Хеннига (1950, 1966), Ремане (1952), Грегга (1954), Блоха (1956), Кэйна

(1958ff), Бекнера (1959), Симпсона (1961), Гюнтера (1962) и Майра (1965b); это подтверждают также статьи, опубликованные в журналах „Systematic Zoology“ и „Publications of Systematic Association“ (№ 1—6). Второе значительное явление, характерное для нашего времени, — использование электронных вычислительных машин и связанные с этим попытки возродить номиналистский подход к таксономии (Сокал и Снит, 1963). Третье — это энергичное внедрение биохимических методов и, что более важно, растущее признание молекулярными биологами важности филогении организмов для понимания эволюции макромолекул. Углубление интереса к таксономии вызывалось также развитием сравнительной этологии.

### **4.3. Теории классификации**

Начиная примерно с 1930 г. в систематике наблюдается небывалое оживление. После первоначального почти всеобщего увлечения популяционной систематикой появился интерес к высшим таксонам, к иерархии категорий и в сущности к самой теории классификации. Раньше на просьбы объяснить свою теорию классификации таксономисты отвечали совершенно нечленораздельно. Обычно они говорили, что хотят создать «естественные группы» или сгруппировать виды в соответствии с их «существенными свойствами» или видимой «естественной близостью». Такие неясные, кажущиеся уклончивыми фразы в действительности выражают определенный подход или таксономические теории. Публикации, перечисленные в разделе 4.2.6, помогли, в частности, распутать разнородные, часто удивительно переплетающиеся пути мышления. Пока что невозможно написать историю таксономической теории в окончательном варианте, но, по-видимому, с самого начала существовало только пять теорий классификации. В чистом виде или в сочетании друг с другом они, видимо, создавали теоретические основы работы всех таксономистов-практиков.

1. Эссенциализм (от Аристотеля до Линнея).
2. Номинализм.
3. Эмпиризм.
4. Кладизм.
5. Эволюционная классификация.

Три первые относятся к додарвиновскому периоду, две последние — к последарвиновскому. Возникновение этих теорий тесно коррелирует с общей историей таксономии (4.2).

Большая часть недавних публикаций носит критический характер. Станным образом, таксономическую теорию критикуют за то, что присуще научной теории вообще и что в других областях науки, в физике например, считается само собой разумеющимся. Это, во-первых, временность и условность любой теории. Во-вто-

рых, невозможность непосредственно наблюдать большую часть данных, а необходимость вывести их путем логических умозаключений. В-третьих, необходимость использования непроверенных моделей и рабочих гипотез. Иногда эволюционную систематику необоснованно упрекают в том, что ее способ рассуждений приводит к порочному кругу (4.4). На самом деле теоретическая систематика гораздо прочнее и надежнее и разработана значительно более тщательно, чем полагают большинство несистематиков.

Прежде чем обсуждать эти теории, следует ясно представить себе, какое место в концептуальной структуре систематики занимает определение.

**4.3.1. Определение (Identification).** Нередко пытаются сделать классификации одновременно и определительными схемами. Однако это создает конфликты. Процедура определения основана на дедуктивном мышлении. Исследователь располагает определенным набором таксонов (классов) и пытается найти место исследуемого экземпляра в одном из них. Если это удалось, экземпляр определен. При определении имеют дело с особями. Процедура же классификации индуктивна. В отличие от определения, когда имеют дело с несколькими признаками (в идеале — с одним-единственным), которые направляют данный экземпляр по одной или по другой линии ключа, при классификации рассматривают и оценивают множество признаков (в идеале — все признаки). При классификации имеют дело с популяциями и совокупностями популяций. Развитие таксономии в значительной мере было направлено к тому, чтобы разделение этих двух совершенно различных операций стало как можно более четким. Тот, кто пытается объединить классификацию и определение в одну операцию, обязательно запутается и потерпит неудачу и в том, и в другом. Подробности процедуры определения см. 7.3.

**4.3.2. Эссенциализм. (Естественная система Аристотеля).** В течение многих веков господствующая теория классификации основывалась на аристотелевой логике. Она была принята и разработана томистами, а позднее Линнеем; некоторые таксономисты, например Томпсон (1952, 1962), Боргмейер (1957), Блэквельдер и Бойден (1952), все еще защищают ее основные принципы.

Философ Поппер (1950) описывает этот подход следующим образом:

Я использую название *методологический эссенциализм* для характеристики точки зрения, которой придерживался Платон и многие из его последователей и согласно которой задача чистого знания или «науки» состоит в том, чтобы открывать и описывать истинную природу вещей, т. е. их скрытую реальность или сущность... [все эссенциалисты, в том числе и Аристотель] соглашались с Платоном, определяя задачу чистого знания как открытие скрытой природы, или формы, или сущности вещей. Все эти методологические эссенциалисты соглашались с Платоном также в том, что все сущности могут быть открыты и обсуждены с помощью умствен-

ной интуиции; что всякая сущность имеет соответствующее название, название, которое дается реальной вещи, и что сущность может быть описана словами. Описание сущности вещи они называли «определением» (definition).

Эта философия, если применить ее к классификации органического разнообразия, пытается свести изменчивость природы к некоторому постоянному числу основных типов на разных уровнях. Она постулирует, что все члены некоторого таксона отражают одну и ту же естественную сущность (essential nature) или, другими словами, соответствуют одному и тому же типу. Именно поэтому идеологию эссенциалистов называют также типологией. Соответственно изменчивость рассматривается типологом как нечто незначительное и к делу не относящееся. Он склонен преувеличивать постоянство таксонов и четкость разделяющих их разрывов. Фатальный недостаток эссенциализма заключается в отсутствии способа, который бы позволил определить, что есть существенные свойства организма и почему существенны именно эти, а не другие его свойства. Симпсон (1961) и Халл (1965) убедительно опровергли теоретические аргументы эссенциалистской школы.

Эссенциализм сталкивается также с многочисленными чисто практическими трудностями. Первая из них — политетическая природа большинства таксонов (4.7). Фактически каждый высший таксон содержит определенные виды, которые по совокупности признаков, несомненно, принадлежат к данному таксону, даже если у них отсутствуют некоторые из «естественных сущностей» этого таксона. Вторая трудность состоит в том, что эссенциализм не делает различий между теми «общими признаками», которые обусловлены происхождением, и теми, которые возникли в результате конвергенции. На деле само придание эссенциализмом особого значения «общим признакам» вводит в заблуждение (Симпсон, 1961). Наконец, эссенциалистский подход оказывается совершенно беззащитным, сталкиваясь с противоречивостью данных, относящихся к разным группам коррелированных признаков (Кроусон, 1965). Эссенциалисты пытаются объединить в одной схеме классификацию и некую логическую систему. Все должно подаваться классификации на  $a$  и не- $a$ , на  $b$  и не- $b$ . Существенные признаки в этой теории классификации имеют два больших достоинства: они альтернативны, или взаимоисключающи («крылатые» или «бескрылые»; «шесть ног» или «четыре ноги»), и служат диагностическими (=ключевыми) признаками. Многие ранние «классификации» даже были опубликованы в форме дихотомических ключей, и до сих пор можно встретить таксономистов, которым трудно отличить классификацию от определительного ключа.

Классификация продолжает привлекать внимание логиков вплоть до настоящего времени (см. Грегг, 1954; Бекнер, 1959;

Симпсон, 1961; Бак и Халл, 1966). Возможно, эти попытки помогли сделать язык таксономиста более точным, но, видимо, они ничего не прибавили к теории классификации.

Идеал эссенциалистской классификации состоял в том, чтобы открыть (а не создать!) Естественную Систему. Их естественная система была не более и не менее как планом творения. У эмпириков и эволюционистов термин *естественная система* приобретает совершенно иные значения, однако это понятие столь сильно проникнуто эссенциалистско-креационистской идеологией, что его использование неизбежно вызывает недоумение среди нетаксономистов. Поскольку такой вещи, как Естественная Система, не существует, было бы лучше вообще отказаться от этого термина.

Одним из интересных побочных результатов поиска порядка в естественной системе были попытки выразить порядок числами; первые такие попытки можно обнаружить еще у пифагорейцев. Большую склонность к числам имел Линней и при этом к определенным числам (например, к числу шесть). Вигорс, Свенсон, Окен, Кауп и другие пытались построить систему, основанную на числах три, четыре или пять. Все эти тщетные попытки открыть в природе некую числовую схему потерпели крушение в 1859 г. (Штрезман, 1950).

**4.3.3. Номинализм.** Согласно этой философии существуют только особи. Все группировки, все классы, все объединения являются артефактами, созданными человеческим разумом. Это в равной степени относится и к видам, и к высшим таксонам. Согласно этой теории (Джилмур, 1940):

Процесс классификации состоит в следующем: классификатор имеет дело с большим количеством сенсорных данных, которые он втискивает в классы... таким образом, для сенсорных данных, представляющих определенный диапазон оттенков синего цвета, может быть создан класс синих объектов и так далее, ... важный пункт, который следует подчеркнуть, состоит в том, что создание таких классов есть результат деятельности разума, и, следовательно, при условии, что они основаны на данных опыта, такие классы могут быть использованы классификатором произвольно для достижения своих целей... В принципе классификация животных и растений... в значительной мере подобна классификации неживых объектов.

Следовательно, птиц или змей как таковых не существует, а существуют только названия, изобретенные человеком и присвоенные группам индивидуумов, рассматриваемых им как сходные. Утверждение Бесси, касающееся видовой категории (2.2.2), особенно хорошо характеризует номиналистскую теорию.

Эта философия игнорирует тот факт, что в действительности существует принципиальное различие между классифицированием неживых объектов (в том числе продуктов деятельности человека) и классифицированием организмов (Дарвин, 1859). Она игнорирует тот факт, что группы организмов, родственных по своему происхо-

ждению, обладают единством, обусловленным общностью известной части их наследственной ДНК, что служит причиной общности их признаков и чему нет эквивалента среди неживых объектов. Птиц нельзя считать произвольной совокупностью организмов, возникшей в результате простой «деятельности разума»; они представляют собой естественную группу, поскольку имеют отчасти общую наследственность.

Основная ошибка номиналистов заключается в неверной интерпретации ими причинной связи между сходством и родством. Как правильно подчеркивал Симпсон (1961), члены таксона сходны, поскольку они имеют общую наследственность; они принадлежат к одному таксону не потому, что они сходны, как это считает номиналист. Дело обстоит точно так же, как с однояйцовыми близнецами: два брата являются однояйцовыми близнецами не потому, что они сходны, а они сходны потому, что оба произошли из одной зиготы, т. е. потому, что они есть однояйцовые близнецы (2.3). Роковая слабость номиналистского мышления, когда его применяют к классификации организмов, состоит в том, что существующую причинную связь между «сходством и родством» они понимают наоборот.

Представители численной фенетики (Сокал и Снит, 1963) приняли в принципе номиналистскую философию. Чисто фенетический подход, подход, который «создает таксоны» на основании степени наблюдаемого сходства, обычно приводит к классификации, сходной с классификацией, основанной на эволюционном подходе. Это объясняется тем, что в общем и целом два организма тем более сходны, чем они ближе по происхождению (10.2). Тем не менее при фенетическом подходе существует риск создать неудачную классификацию, поскольку, приписывая всем признакам одинаковую ценность, этот подход не учитывает мозаичную эволюцию, узкие адаптации, конвергенцию, параллелизм, генетический и морфогенетический гомеостаз и другие эволюционные, генетические и морфогенетические явления, нарушающие ожидаемую тесную корреляцию между фенетическим сходством и филогенией. И, что хуже всего, ошибочна теоретическая основа номиналистского подхода.

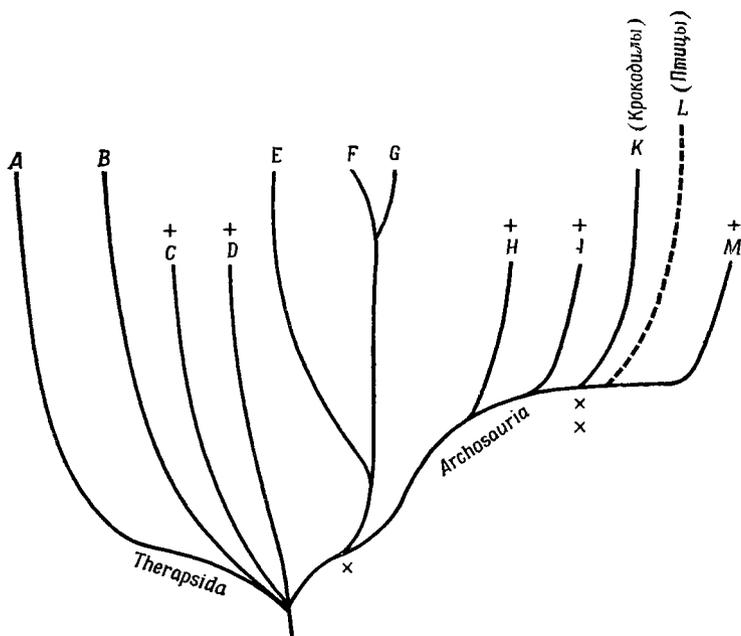
Современную критику теоретических основ численной таксономии можно найти у Майра (1965б), Симпсона (1961), Гизина (1964) и Роллинса (1965).

Прямым следствием предположения о том, что естественных группировок не существует и что все «виды» или «классы» — это продукт человеческого разума, является постулат, согласно которому определения должны быть «операциональными». Это было бы разумным требованием для произвольно установленных классов неживых объектов, и, следовательно, неудивительно, что одним из первых представителей операционального подхода был физик

(Бриджмен). Такой подход хорош для определений единиц измерения, но для более сложных понятий он не пригоден даже в физике. Операциональные определения, безусловно, не только не применимы, но и совершенно не приемлемы для явлений, подверженных эволюции. Некоторый вид или концепция вида не могут быть созданы и не могут быть проверены *моими* операциями. Тот факт, что можно называть «операциональными» разделения высших таксонов, основанные на рассчитанных степенях различия по совокупности произвольно выбранных признаков, доказывает неприемлемость операционализма в применении к продуктам эволюции. Птицы, летучие мыши и другие высшие таксоны не *создаются* произвольными операциями систематики, а являются продуктами эволюции. Операционализм представляет собой совершенно непригодный подход в большинстве областей эволюционной биологии, если он основан на фенетическом методе.

**4.3.4. Эмпиризм.** Если принять этот подход к систематике (4.2.3), то необходимости в теории классификации не существует. При условии разумной оценки достаточного числа признаков автоматически возникнет естественная система (причем в слове «естественная» здесь вкладывается смысл, совершенно отличный от аристотелевского). Хотя таксономист-практик обычно действует на основе этих эмпирических принципов, он чувствует, что получающиеся в результате классификации были бы биологически бессмысленны, если бы они не имели теоретического обоснования. Такое обоснование было дано Дарвином. После 1858 г. были предложены две новые теории классификации: кладизм (4.3.5) и эволюционная таксономия самого Дарвина (4.3.6), в настоящее время принимаемая большинством таксономистов-зоологов.

**4.3.5. Кладизм.** Кладизмом называют таксономическую теорию, согласно которой организмы получают ранг и классифицируются исключительно в зависимости от «давности происхождения от общего предка» (recency of common descent). Статус категории, согласно этой теории, зависит от положения точек ветвления на филогенетическом древе (фиг. 15). Хенниг (1950, 1966) — наиболее последовательный приверженец этого тезиса — и другие необоснованно называли себя представителями филогенетической школы, и поэтому начиная с 1950 г. вся ситуация оказалась крайне запутанной. Жаркие дискуссии этого периода, якобы связанные с защитой или критикой «филогенетической классификации», по существу касались правомерности классификации, основанной исключительно на положении точек ветвления (Майр, 1965b). Поскольку разделение ветвей — лишь один из нескольких филогенетических процессов, можно избежать недоразумений, назвав эту точку зрения кладизмом, согласно терминологии Ренша (1947) и Кэйна и Харрисона (1960). Тем, кто пользуется современной литературой, следует иметь в виду такое дезориентирующее употребление кла-



Фиг. 15. Построенная на основании логических заключений филогения высших позвоночных.

Точка расхождения птиц и крокодилов (x) приходится на значительно более позднее время, чем точка расхождения крокодилов и других выживших классов рептилий. A — млекопитающие; B — черепахи; C — ихтиозавры; D — плезиозавры; E — клювоголовые; F — ящерицы; G — змеи; H — птицетазые динозавры; I — птерозавры; K — крокодилы; L — птицы; M — ящеротазые динозавры. Знаком + обозначены вымершие группы.

дистами термина филогения. Кладизм иногда называют также генеалогическим подходом (Гизин, 1964).

Основная ошибка кладизма заключается в недооценке того, что «родство» (relationship) в эволюционном смысле слова определяется обоими процессами филогенеза, а именно ветвлением и последующей дивергенцией (Дарвин, 1859).

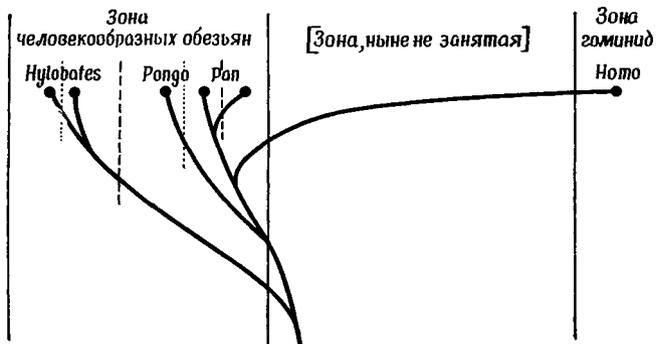
В своей аргументации кладист не признает, что термин родство имеет два четко различных значения; генетическое родство и генеалогическое родство. Эти два значения совпадают для практических целей, пока мы имеем дело с близкими родственниками... Но в филогении, связанной с тысячами и миллионами генераций, с тысячами и миллионами возможностей для изменения частоты генов вследствие мутации, рекомбинации и отбора, уже неправомерно выражать родство в терминах генеалогии. Теперь основным соображением для биолога становится степень генетического сходства... если одна из линий подвержена интенсивному давлению отбора и в результате резко дивергирует от генеалогически ближайших родичей, эти линии могут стать генетически настолько различными, что с биологической точки зрения было бы абсурдным продолжать называть их близ-

кими родственниками. Хотя крокодилы с кладистской точки зрения наиболее близки к птицам (как те, так и другие произошли от псевдозухий) (фиг. 15), в отношении общего генного состава крокодилы все-таки ближе ко многим другим рептилиям, чем к птицам, генный состав которых столь сильно изменился (в результате адаптации к жизни в воздухе) (Майр, 1965b).

Определение ранга таксонов в зависимости от точек ветвления почти всегда вводит в заблуждение. При этом пришлось бы, например, включить африканских человекообразных обезьян (*Pan*) в семейство Homiidae и исключить их из семейства Pongidae (фиг. 16).

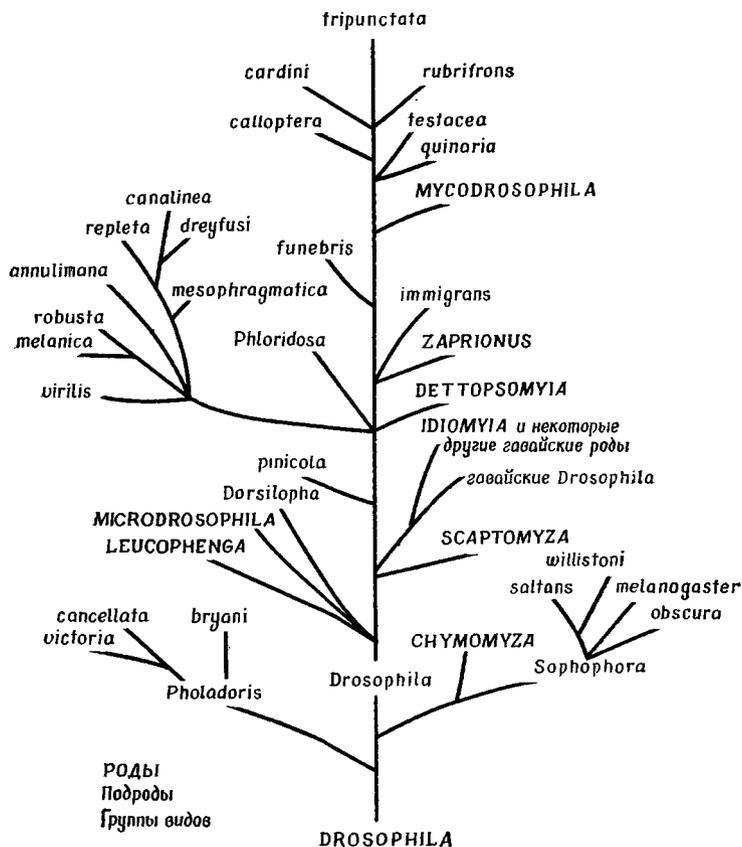
Рассматривая одно лишь ветвление, кладисты игнорируют и даже отрицают существование различий в темпах эволюционных изменений в разных филетических линиях или не придают им значения. Так, Хенниг настолько игнорировал темп эволюции, что утверждал (1966, стр. 236): «Решающим является то обстоятельство, что процессы расщепления видов представляют собой характерную черту эволюции; это единственные позитивно доказуемые исторические процессы, имеющие место в надындивидуальных группах организмов в природе». Исключение из рассмотрения различных темпов эволюции можно было бы оправдывать только в том случае, если бы темпы эволюции были одинаковыми во всех линиях. Отождествляя генеалогическую дистанцию с дистанцией генетической, Хенниг фактически принимает это допущение.

Это в свою очередь приводит его к утверждению, что можно определить ранг таксона, устанавливая точку ветвления (по отношению к сестринскому таксону) на геологической временной шкале. Таксоны в иерархии «подчинены друг другу в соответствии с вре-



Фиг. 16. Соотношение степени приспособительной дивергенции и давности происхождения (Симпсон, 1963).

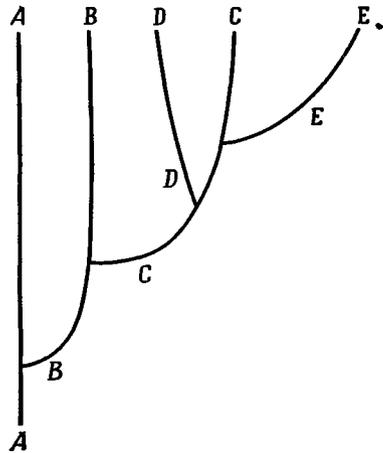
Дендрограмма вероятного родства современных антропоидов в связи с их радиацией в различные адаптивные и структурно-функциональные зоны. Две основные занятые зоны ограничены сплошными линиями. Радиация человекообразных обезьян в подзоны и подподзоны схематично намечена прерывистыми и пунктирными линиями.



Фиг. 17. Филогения *Drosophila* и родственных родов (Трокмортон, 1965).

Многие из этих родов являются специализированными конечными точками некоторых групп видов *Drosophila*.

меньшей дистанцией между моментами их возникновения и настоящим временем; последовательность подчинения соответствует «степени давности общего предка» [таксонов]... «В филогенетической [=кладистской] системе абсолютный порядок рангов не может не зависеть от возраста группы, поскольку... соподчинение групп по определению устанавливается по их относительному возрасту.» В соответствии с этими принципами Хенниг решает, что положение точки ветвления на геологической временной шкале определяет ранг категории. Таксоны, возникшие в результате разветвления в докембрии, следует возводить в ранг типа, возникшие между кембрием и девоном — в ранг класса, между миссисипиумом и пермью — в ранг отряда, между триасом и нижним ме-



Фиг. 18. Филогения тетрапод.

Новые классы возникают путем отщепления дочерних линий, в то время как родительская линия продолжается без существенных изменений. *A* — Crossopterygia; *B* — Amphibia; *C* — Reptilia; *D* — Mammalia; *E* — Aves. *B* — дочерняя линия *A*; *C* — дочерняя линия *B*; *D* и *E* — дочерние линии *C*.

лом — в ранг семейства, между верхним мелом и олигоценом — в ранг трибы, а в миоцене — в ранг рода. «В таком случае млекопитающих следовало бы называть отрядом... Marsupialia и Placentalia низводились бы до семейств, и «отряды» плацентарных стали бы трибами». Абсурдность такого предложения очевидна.

Трокмортон (1965) показывает, что необоснованность допущений кладистов можно особенно хорошо продемонстрировать на примере эволюции семейства *Drosophilidae*. «Большая часть разнообразных форм в этом семействе возникла путем дивергенции от одной-единственной филетической линии, которая сама медленно изменялась во времени». Линии, дивергирующие из одной и той же точки, дивергируют и изменяются в разной степени. На концах многих боковых линий находятся разные роды (фиг. 17), «Те, которые дивергировали по внешним и традиционно диагностическим признакам, классифицируются как разные роды. В тех же случаях, где эти признаки остались неизменными, хотя имеются иные изменения, формы классифицируются как *Drosophila*... В большинстве случаев у *Drosophila* близкородственные виды представляют собой сложные мозаики признаков их ближайших родственников. Каждый вид в отдельности имеет очень мало уникальных признаков. Вместо этого они обнаруживают уникальные сочетания признаков, имеющих у их близких родственников».

Как указывает Шаров (1965), кладисты делают далее предположение, что родительский таксон исчезает, дав начало, путем расщепления, двум дочерним таксонам (=сестринские группы по Хеннигу). В действительности в процессе филогенеза это случается редко. Новая группа почти неизменно отпочковывается от родительского таксона, который продолжает существовать, очень мало изменяясь, иногда на протяжении более чем 100 млн. лет (фиг. 18).

Новая группа в таких случаях является «сестринской группой» родительского таксона.

Ошибочность кладистского подхода состоит не только в отождествлении генеалогической и генетической дистанций, но также в игнорировании мозаичной эволюции (гл. 10) и того факта, что всякая классификация является системой, облегчающей отыскание информации, а не только гимнастикой для мозга. Кладисты помещают в один таксон чрезвычайно различные организмы (вроде крокодилов и птиц), разъединяя в то же время в высшей степени сходные организмы, принадлежащие к медленно эволюирующим линиям лишь потому, что точки ветвления, в которых произошло их разделение, относятся к раннему геологическому времени.

Возведение таксонов в тот или иной ранг на основании кладистского метода совершенно лишено смысла. Этот метод трудно применять к тем группам, по которым имеется мало палеонтологических данных. В таких группах точки ветвления реконструируются на основании взвешенного сходства и, таким образом, отрицаются сам метод.

Кладисты склонны забывать, что упорядочение существующего в природе разнообразия составляет самую основную задачу классификации. Использовать только один из двух процессов, ведущих к возникновению разнообразия групп, а именно ветвление, как основу для проведения систематизации — значит действовать себе во вред. Систематик-эволюционист соглашается с кладистом, когда он допускает, что обычно два таксона тем более сходны, чем позднее разошлись их филетические линии. Однако систематик-эволюционист, кроме того, должным образом учитывает в своей классификации любую неравную дивергенцию линий потомков. Сознательно игнорируя эти различия, кладист часто вынужден признавать таксоны, весьма неравноценные по своему значению.

Кладисты иногда утверждают, что только их теория классификации ведет к установлению монофилетических таксонов. Это утверждение основано на неверной интерпретации понятия монофилии.

*Монофилия.* Если мы принимаем в качестве основного принципа биологической классификации положение о том, что организмы следует классифицировать в соответствии с информационным содержанием их генетической программы, то, очевидно, мы должны требовать, чтобы все таксоны были монофилетическими. Следовательно, монофилия — один из постулатов эволюционной таксономии. Искусственно созданные таксоны, включающие потомков разных предков, не могли бы отвечать требованиям, предъявляемым к научной теории (4.5), вследствие гетерогенности заложенных в них генетических программ.

Проблема монофилии осложнялась многочисленными недоразумениями. Некоторые авторы говорили о «полифилии» таксона в тех

случаях, когда имела место только полифилия диагностических признаков этого таксона, сам же таксон был монофилетическим. Иногда случается, что определенная *степень* морфологического изменения достигается независимо в нескольких линиях, происходящих от одной и той же предковой группы. Конечно, группа, обнаруживающая эту степень развития, является монофилетической. Как всегда в эволюции, следует различать то, что произошло с фенотипом, и то, что произошло с генотипом. Например, полагают, что диагностический признак млекопитающих — строение ушной области — несколько раз возникал в процессе их эволюции от зверообразных рептилий, имевших необходимую генетическую программу, предрасполагавшую их к развитию до уровня млекопитающих, если они подвергались одинаковому воздействию отбора. Это не полифилия, поскольку генотип, делающий возможными эти параллельные эволюционные изменения, восходит к той же самой предковой программе. Мы классифицируем таксоны (=генотипы), а не признаки (=фенотипы). Обычная формулировка принципа монофилии («данный таксон является монофилетическим, если его члены — потомки одного общего предка») слишком неясна, чтобы помочь в более сложных группах, таких, как млекопитающие. Поэтому Симпсон (1961) дал более конкретное определение: «Монофилией называют происхождение некоторого таксона по одной или более линиям от одного непосредственного предкового таксона того же самого или более низкого ранга». Класс *Mammalia* монофилетичен, поскольку все линии млекопитающих брали начало от непосредственного предкового таксона зверообразных рептилий. Большинство случаев предполагаемой полифилии, о которых сообщалось в литературе, не выдерживает критического анализа.

Другая ошибка, связанная с монофилией, состоит в том, что ее рассматривают не только как ретроспективный, но и как перспективный принцип. «Виды, включаемые в каждый высший таксон, должны происходить от общего предкового вида [=ретроспективный постулат], и ни один вид, происшедший от этого предкового вида, не может быть помещен вне этого таксона [=перспективный постулат]» (Хенниг, 1966).

Последний постулат, безусловно, противоречит здравому смыслу и не согласуется с явлениями эволюционной дивергенции. Если какая-либо дочерняя группа, эволюировала быстрее, чем другие родственные линии, например птицы среди архозавров, не только можно, но и *должно* возвести ее в более высокий ранг, чем сестринские группы. Это не нарушает принципа монофилии в его ретроспективном определении. Таксон *Aves* монофилетичен, так же как таксоны *Crocodylia* и *Reptilia*.

Концепция монофилии важна только на уровне высших категорий. Таксоны, еще способные скрещиваться, подобно подвидам, могут давать гибриды, которые по определению не будут монофи-

летическими. Однако зоолога не интересует монофилия на видовом уровне.

**4.3.6. Эволюционная классификация.** Подобно эмпирическим схемам классификации, эволюционная классификация основана на простом факте, что в природе встречаются ясно отличающиеся друг от друга группы, такие, как птицы, пингвины, летучие мыши, жуки и т. п. Эволюционная таксономия отличается от эмпирической тем, что требует объяснить причины существования таких группировок и использует полученное объяснение для усовершенствования классификации. Такое объяснение было дано Дарвином (1859): «Я полагаю, что [в нашей классификации] заключено нечто большее [чем простое сходство] и что близость происхождения — единственная известная причина сходства живых существ — представляет собой ту связь, хотя и скрытую в той или иной степени модификациями, которую позволяет частично выявить наша классификация». Обнаружив причину существования естественных групп, Дарвин изменил всю основу классификации. Таксономист уже не «создает» таксоны, а становится «открывателем» групп, созданных эволюцией. Теперь он классифицирует не признаки, а организмы, и роль признаков сведена к тому, чтобы служить лишь *доказательствами* того, что нечто, известное биологу, независимо существует в природе (Симпсон, 1961). Никак нельзя считать, что все систематики в полной мере представляют себе следствия этого различия в подходе. Между тем благодаря этому новому подходу мы можем определять таксоны политетически (4.7), не беспокоясь о том, что иногда какой-то вид не имеет некоторых из диагностических признаков того высшего таксона, к которому он принадлежит, или отдельная особь не имеет диагностических признаков своего вида. К случаям такого рода привлек внимание Стензел (1963).

Неспособность понять, что мы классифицируем таксоны, а не признаки, была причиной большей части излишних дроблений родов и высших таксонов. Тот факт, что какой-либо род пауков отличается по строению глаз от всех других родов своего семейства, не является достаточным основанием для создания нового подсемейства или семейства, если род, о котором идет речь, по всем прочим признакам соответствует остальным родам. *Mutatis mutandis* этот принцип верен для всех сортов организмов и на всех таксономических уровнях. Классификация таксонов означает, что мы рассматриваем всю совокупность признаков в качестве единого интегрированного ансамбля, а не рассматриваем отдельные признаки как обособленные, ни с чем не связанные единицы на атомистический манер.

Теперь различие между логиком, который применяет одни и те же правила при классификации организмов и искусственных объектов, и систематиком-эволюционистом очевидно. Оно прежде

всего состоит в том, что биолог классифицирует популяции, а не индивидуумы или феноны. Низшие таксоны — это не произвольные совокупности, а воспроизводящиеся сообщества, объединенные брачным поведением и отделенные от других подобных группировок не произвольными решениями классификатора, а изолирующими механизмами, закодированными в генетической программе организма (2.2.3). Подобным же образом и высшие таксоны характеризуются тем, что обладают общими компонентами некой предковой генетической программы.

Организмы обладают еще одним уникальным свойством, которое отличает их от неживых объектов: у них есть фенотип и генотип (7.2). Классификация неживого объекта завершена, как только классифицирован его «фенотип». Когда же мы классифицируем организмы, классификация по фенотипу — это только первый шаг. В качестве второго шага мы пытаемся сделать заключение о генотипе — созданной в процессе эволюции генетической программе, которая имеет гораздо большую познавательную и прогностическую ценность, чем фенотип. Фенотипы могут обладать разного рода сходством, не относящимся к делу, и только анализ логически оцененного генотипа позволяет нам установить, какие сходные черты фенотипа обусловлены конвергенцией, а какие являются выражением генотипа предков. Различные типы сходства и способы их оценки при классификации таксонов обсуждаются в гл. 10.

Биологическое значение разрывов между таксонами вскрывает еще одно различие между организмами и неживыми объектами (Инджер, 1958). Адаптивная радиация, вымирание, неравные темпы эволюции и многие другие чисто биологические явления, обсуждающиеся в эволюционной литературе (Симпсон, 1953; Ренш, 1960; Майр, 1963), обуславливают наблюдаемое неравенство разрывов между видами и группами видов. То обстоятельство, что наблюдаемая сгруппированность видов может служить основой для многих взаимоисключающих классификаций, не противоречит тому, что виды в природе сгруппированы и что между таксонами имеются разрывы на любом данном временном уровне. Правильность этого заключения не умаляется также тем, что когда-то должны были существовать «недостающие звенья» и что в царстве животных существует несколько видов и групп видов, которые связывают основные высшие таксоны. Как следует рассматривать группировки и разрывы, объясняется в гл. 10.

#### **4.4. Классификация и филогения**

В основе построения классификаций и реконструкции филогенезов лежат одни и те же данные — сравнение видов, связанных близким или более отдаленным родством, и взвешивание сходства (или различия) по отдельным признакам. Этот метод можно на-

звать сравнительным анализом признаков. Его эвристическая ценность давно известна биологам и привела не только к процветанию сравнительной анатомии, но и к созданию сравнительной физиологии и этологии.

Первичные данные позволяют: 1) реконструировать филогенезы и 2) строить классификации. Однако нельзя утверждать, что «филогения основана на классификации» или же что «классификация основана на филогении». Обе они основаны на изучении «естественных групп», обнаруживаемых в природе, групп, имеющих комбинации признаков, которые можно рассчитывать найти у потомков общего предка. Обе науки основаны на одних и тех же сравнениях организмов и их характеристик и на тщательной оценке установленного сходства и различия. Этот метод не приводит к порочному кругу (Халл, 1967).

Филогения важна для классификации потому, что осмысленная интерпретация и оценка признаков эволюирующих и эволюировавших организмов невозможна без тщательного рассмотрения их вероятной эволюции. Что такое примитивные (предковые) признаки? Какие признаки образуют единый комплекс признаков, изменяющийся в ответ на единственный адаптивный сдвиг? Какие из сходных признаков являются результатом конвергенции (включая независимую утрату структур)? Мы должны поставить все эти вопросы, касающиеся признаков, так как мы используем признаки лишь как основание для суждения о генетических отношениях между таксонами. На них нельзя ответить, не испробовав нескольких филогенетических моделей. Следовательно, классификация не основана на филогении, но филогенетические соображения важны при взвешивании признаков, используемых при построении классификаций (гл. 10).

По поводу эволюционной систематики было высказано множество ошибочных утверждений. Неверно, например, что «единственная цель эволюционной классификации заключается в возможно более точном отражении фактов эволюции». В действительности наиболее важная цель эволюционной классификации в точности та же, что у всех подлинных классификаций (в противоположность определительным схемам): сочетать максимальное содержание информации с максимальной легкостью извлечения этой информации. Эволюционист полагает, что классификация, соответствующая нашей реконструкции филогенеза, имеет больше шансов удовлетворять этим требованиям, чем классификация, построенная по любому другому методу. Можно ожидать, что таксоны, разграниченные таким образом, чтобы они совпадали с филогенетическими группами (филетическими линиями), не только будут обладать наибольшим числом общих свойств, но в то же время позволят объяснить существование этих общих свойств. Поскольку классификации не основываются на установленных филогениях,

возражение, что филогения пока в значительной мере не изучена, не имеет силы. Общий факт, действительно лежащий в основе нашей классификации, состоит в том, что все организмы являются продуктом эволюции. Это позволяет нам строить на основании теоретических умозаключений модели филогении, испытывать их по отношению к разным взаимоисключающим схемам классификации и производить таксономическое взвешивание признаков. Отказываться от эволюционного подхода к классификации нет оснований, поскольку ни одна созданная человеком иерархическая система категорий не в состоянии точно выразить все, что установлено или теоретически выведено в отношении эволюции. Несмотря на все свои недостатки, эволюционный подход может служить лучшей основой для классификации организмов, чем любой другой.

Эволюционизм в качестве теоретической основы для классификации представляет ценность лишь в том случае и при том условии, что естественные группы организмов являются результатом дивергентной эволюции. Если бы сетчатая эволюция была обычной вследствие частого слияния ранее разделенных эволюционных линий или если бы конвергенции были столь полными, что вели бы к образованию группировок, полифилетическое происхождение которых не удавалось бы выявить, то право эволюционизма на роль подлинного теоретического базиса для биологической классификации действительно вызывало бы сомнения. Однако до сих пор никто не представил убедительных доказательств того, что эти два явления достаточно часты в эволюции животных. Неестественные таксоны животных почти неизменно возникают в результате использования или наличия слишком небольшого числа признаков, а особенно в тех случаях, когда полагаются на несколько неудачно выбранных ключевых признаков.

#### **4.5. Цели классификации**

О целях классификации было много споров. Некоторые систематики заявляют, что единственное назначение классификации — создавать надежную и удобную систему регистрации ошеломляющего разнообразия природы. Все ранние «определятельные системы» (4.3.1) имели целью именно это, и даже некоторые современные авторы утверждают, что это единственная цель, для которой создается классификация. Такое утверждение ошибочно. Как ни важна эта функция классификации, она не является единственной. Низводить таксономиста до уровня клерка-регистратора — значит неверно понимать его роль. Тем более неверно было бы просить клерка-таксономиста регистрировать отдельные предметы, руководствуясь их поверхностным сходством, а не на основании полного понимания их содержания. Это значило бы не только низводить систематику до исполнения служебных функций по отно-

шению к другим отраслям биологии, но и заставлять ее плохо исполнять эти функции.

**4.5.1. Научная теория.** Для исследователя-таксономиста наиболее важное значение классификации состоит в том, что она представляет собой научную теорию со всеми качествами такой теории. Прежде всего она имеет *пояснительную* ценность, объясняя причины общности свойств таксонов, разрывов, разделяющих таксоны, и иерархию категорий. Именно пояснительный характер эволюционных классификаций обусловил их быстрое и почти всеобщее признание после 1859 г. Иногда доказывают, что описательный и пояснительный аспекты классификации должны быть тщательно разграничены. Это невозможно. Хорошая классификация организмов автоматически всегда является пояснительной.

Второе свойство хорошей классификации состоит в том, что она имеет большую *прогностическую* ценность. Общая генетическая программа, характерная для членов некоторого естественного таксона, с большой вероятностью гарантирует, что все члены этого таксона имеют ряд общих признаков. Если я определяю индивидуум как дрозда, я могу высказать довольно точные утверждения относительно его скелета, сердца, физиологии и размножения, даже если никогда его не изучал. Хорошая классификация предсказывает таксономисту результаты дальнейших исследований. В самом деле, добротность классификации можно оценить по той легкости, с какой в нее укладываются результаты исследований новых признаков и новых видов (Майр, 1965b).

В свою очередь наличие тесной корреляции между признаками и классификацией позволяет судить о генетической основе и биологическом значении признаков. Признаки, контролируемые одним или несколькими генами, обычно распределены беспорядочно или ограничены в своем распространении низшими таксонами. Предполагается, что признаки, общие для большинства видов высшего таксона, представляют собой выражение генотипического комплекса, особенно если данный признак не связан непосредственно с использованием адаптивной зоны таксона. Подобно любой научной теории, классификация имеет четко выраженный эвристический аспект. Эволюционная классификация стимулирует попытки распознать гомологичные структуры и проверить соответствие разных типов признаков (например, анатомических, цитологических, биохимических и поведенческих). Преимущество этого подхода в протозоологии было хорошо описано Корлисом (1962a).

Наконец, как и всякая теория, классификация *провизорна*. Открытие новых видов и доступность для изучения новых комплексов признаков может повести к изменению теории, т. е. к усовершенствованию классификации. Определительные схемы, построенные на одном признаке, неизбежно ведут к созданию искусственных группировок, от которых рано или поздно приходится

отказываться. Однако даже самый утонченный подход с использованием многих признаков провизорен и допускает последующее усовершенствование. Требование создать «окончательные классификации», которые давали бы возможность легко составлять программы вычислительных машин, выполнимо лишь в редких случаях, если оно вообще выполнимо. В этом отношении классификация ничем не отличается от любой другой теории. Все научные теории провизорны, подвергаются постоянным проверкам и отвергаются, если оказываются неудовлетворительными.

Признание классификации научной теорией отвечает также на вопросы о том, насколько важно иметь классификацию, и не все ли равно, какого рода классификацию принимать. Наше обсуждение должно было показать, что прогностическая ценность классификации зависит от генетической гомогенности различаемых группировок. Произвольные группировки обладают очень малой прогностической ценностью. Следовательно, действительно важно иметь «эволюционную» классификацию, т. е. классификацию, основанную на монофилетических группах, в фенотипе и генотипе которых много общего.

Иногда спрашивают также: все ли аспекты классификации одинаково важны? Конечно, классификация на видовом уровне имеет первостепенное значение, так как ее результаты представляют непосредственный интерес для коллег-биологов, занимающихся физиологией, экологией или поведением. Классификация же классов и типов важна только для тех, кто занимается вопросами филогенеза независимо от того, делается ли это на уровне макромолекулы или на уровне систем органов.

#### **4.6. Логические заключения о границах таксонов**

**4.6.1. Заключения относительно общей генетической программы.** Таксономисты за редким исключением согласны в том, что высшие таксоны (более или менее крупные группировки видов) представляют собой результат эволюционной дивергенции (изменений в ходе филогенеза). Генетическая программа вида-основателя каждой эволюционной линии придает некоторую генетическую общность его потомкам. Генетические программы потомков обычно более сходны друг с другом, чем с генетическими программами других филетических линий, не происходящих от этого основателя. Если бы мы досконально знали весь генотип каждого организма, мы могли бы сгруппировать виды так, чтобы точно отразить их «естественное родство». К сожалению, все попытки непосредственно судить о генотипе высших таксонов встречают непреодолимые затруднения, среди которых самыми главными являются следующие:

1. Выше видового уровня генетический анализ посредством скрещивания затруднителен, а то и невозможен.

2. Корреляция между наблюдаемым фенотипическим и генетическим различием редко бывает полной, а часто не бывает даже тесной. Внутривидовые морфы нередко сильнее отличаются друг от друга, чем виды-двойники.

3. Признаки высших таксонов в высшей степени полигенны, однако относительно числа определяющих их генов мы не можем даже строить предположений.

Наконец, главные биохимические строительные блоки в основном одинаковы во всем царстве животных. Конечно, сравнительная биохимия создает возможности для косвенного генетического подхода, поскольку позволяет судить о том, сколько мутационных шагов отделяет, например, макромолекулу млекопитающего от гомологичной макромолекулы низшего беспозвоночного или микроорганизма (7.4.9). В случае биохимического сходства следует особенно тщательно различать сходство, обусловленное общностью происхождения, и конвергентное сходство, возникающее в результате ответа на одинаковое давление отбора. Молекулы представляют собой гораздо более простые структуры, чем анатомические черты или черты поведения, и конвергентная эволюция в неродственных группах может приводить по существу к идентичности молекул. Ярким примером служит независимое появление в ходе эволюции сильного нервного яда (тетродотоксина) у некоторых тритонов (например, *Taricha*) и рыб (в частности, у кузовков). В принципе наиболее перспективным биохимическим подходом к классификации высших таксонов является сопоставление ДНК (7.4.9), однако здесь предстоит еще преодолеть ряд технических трудностей.

После того как все убедились в том, что признаки часто представляют собой высокополигенный продукт сложного генотипа, стали более понятными два типа затруднений: независимое приобретение нового признака в параллельных линиях и независимая утрата признака в родственных линиях (10.2). Явления параллелизма всегда выявляют скрытый генетический потенциал, берущий начало от общего предка.

**4.6.2. Заключение, выведенные на основании фенотипа.** Хотя прямой генетический подход не приводит к успеху, существует ряд косвенных методов, позволяющих нам сделать заключение о генетической программе некоторого таксона на основании изучения таксономических признаков. Процесс теоретического выведения заключений чрезвычайно неоднозначен, что в значительной степени объясняется путаницей в терминологии и нечеткостью логических построений. Симпсон (1961) внес ясность в этот сложный вопрос удивительно удачным способом, и мы принимаем его анализ почти без оговорок.

Как мы установили выше (4.5.1), классификация представляет собой научную теорию. Членами какого-либо высшего таксона являются те виды, которые наиболее близки друг к другу. Близость

(affinity), однако, не есть синоним поверхностного сходства, как это иногда утверждают. Вследствие двойственной природы филогении близость нельзя считать также синонимом общности происхождения, как это полагают кладисты. Центральная проблема классификации заключается в том, как определять близость.

Филогенез нельзя наблюдать непосредственно. Это нечто, происходившее в прошлом, и его приходится реконструировать, о нем приходится судить по имеющимся данным. Все научное знание частично основано на логических умозаклчениях. Как говорил Симпсон (1961): «Это [зависимость от умозаклчений] не есть некая специфическая особенность систематики. Она характерна в большей или меньшей степени для большинства индуктивных наук».

Модель ДНК, предложенную Уотсоном и Криком, цикл Кребса и фактически большую часть результатов, полученных в молекулярной биологии, нельзя наблюдать непосредственно. Они представляют собой результат логических рассуждений, основанных на определенных наблюдениях и затем проверенных новыми наблюдениями и экспериментами. Таким образом, вполне правомерно определять таксономические категории в эволюционных (в основном филогенетических) терминах, но использовать данные (сравнительный анализ признаков), которые сами по себе почти совершенно не относятся к филогении. Категории определяются в филогенетических терминах, но таксоны описываются на основании признаков, «возникших в результате филогенеза и свидетельствующих о соответствии определению категории» (Симпсон, *loc. cit.*).

Данные, используемые при построении классификации, представляют собой *таксономические признаки* (гл. 7). Однако признаки различаются по их филетическому информационному содержанию и должны соответственно оцениваться. Эта процедура, называемая взвешиванием (weighting), рассматривается в гл. 10 (10.2).

#### **4.7. Политетическая характеристика таксонов**

В классической систематике таксоны обычно описывали, ссылаясь на признаки, которые были абсолютно диагностичными для данного таксона. Линней постоянно пересматривал свои *differentiae*, если признаки вновь открытых видов показывали, что какой-либо признак ранее известного таксона уже нельзя считать исключительной принадлежностью этого таксона. Высшие таксоны описывались в терминах «общих признаков». При такой процедуре иногда полностью диагностичным можно считать один признак, иногда — набор признаков. Сочетание откладывания яиц, плоского клюва и определенных анатомических признаков необходимо и до-

статочно для причисления к таксону *Platypus*. Бекнер (1959) и Симпсон (1961) рассматривали такие однозначно характеризуемые таксоны под названием монотипических, однако после того, как этот термин стали использовать в таксономии в совершенно ином смысле, Снит (1962) предложил для этого понятия термин *монотетический*.

После 1859 г. было принято новое определение для того, что мы теперь называем таксоном. Когда определение, даваемое логиками — «особи, имеющие общие признаки», — было заменено на «члены группы, происходящие от общего предка», отпала необходимость давать таксону монотетическую характеристику. Фактически задолго до этого Адансон (в 1763 г.) и другие представители эмпирической школы решили, что член какого-либо таксона не обязательно должен обладать всеми признаками этого таксона и что такой отклоняющийся компонент таксона (например, вид в одном из родов) не следует выделять в самостоятельный таксон. Таксоны, характеризующиеся набором признаков, большую часть которых можно найти у каждого члена таксона, называются *политетическими* таксонами. Более детальное рассмотрение этой концепции (называемой политетической) можно найти у Бекнера (*loc. cit.*) и Симпсона (*loc. cit.*)

Высший таксон является политетическим, если он удовлетворяет следующим трем условиям:

- 1) каждый вид обладает большим (но не точно определенным) числом свойств из общего числа свойств данного таксона;
- 2) каждым свойством обладает большое число видов;
- 3) нет ни одного свойства, которым обладал бы каждый вид данной совокупности, но которое отсутствовало бы у видов всех других таксонов.

Следовательно, не существует какого-либо одного признака, необходимого для установления принадлежности к некоему таксону, определенному политетически, как не существует и признака, достаточного для установления принадлежности к такому таксону.

Почти в каждой монографии, где рассматриваются надродовые таксоны, указываются признаки, которые имеют определенную диагностическую ценность в сочетании с другими признаками, но встречаются недостаточно регулярно, чтобы они сами по себе могли считаться надежными диагностическими признаками. Именно эта неполная корреляция между признаками и таксонами делает столь трудным построение диагностических ключей. Блохи (*Siphonaptera*) дают многочисленные примеры надродовых таксонов, которые можно надежно определить только на основании сочетаний признаков, каждый из которых может также встречаться вне данного таксона или может иногда отсутствовать у члена этого таксона (Холланд, 1954).

#### 4.8. Выявление родства

Эволюционная классификация требует выделять таксоны, состоящие из ближайших родственников. Доказательством родства (10.1) служит прежде всего взвешенное сходство. Интерпретация сходства затрудняется рядом практических и теоретических проблем, суть которых систематик должен ясно понимать, чтобы избежать ошибок.

Политетический диагноз таксонов выявляет хорошо известный факт, что родственные таксоны часто перекрываются по некоторым из своих признаков. Это наряду с конвергенцией является самым серьезным затруднением, с которым приходится сталкиваться в повседневной таксономической работе. Одно из следствий мозаичной эволюции состоит в том, что развитие признаков, имеющее в некоторой группе несколько тенденций, реализуется потомками независимо и случайно. Ныне живущие представители различных филетических линий, происходящие от одного и того же общего предка, могут иметь сходное соотношение примитивных и прогрессивных признаков, но набор признаков в каждом случае может быть различным (табл. 2).

Таблица 2

Таксон	Признак						
	А	Б	С	Д	Е	Ф	Г
I	1	5	3	2	4	1	6
II	3	6	1	4	1	3	3
III	6	4	1	5	2	2	5
IV	2	2	6	1	4	5	3
V	5	1	4	6	2	3	1
VI	1	2	5	6	3	5	1

I — наиболее примитивное состояние; 6 — наиболее прогрессивное состояние.

При таких обстоятельствах правильность установления таксонов зависит от обнаружения дополнительных признаков, которые помогут определить веса ранее использовавшихся признаков. Методы Меслина (1952), Вагнера (1962), Хеннига (1950, 1966), Уилсона (1965), Кемина и Сокала (1965) являются попытками создать хорошие таксоны при наличии широкого перекрывания в распределении признаков (гл. 10).

**4.8.1. Гомология.** Распространенность конвергенции и различных других типов сходства, не обусловленного общим происхождением, показывает, что при построении классификации следует различать несколько типов сходства. Только сходство между гомологичными признаками имеет таксономическое значение. Термин *гомология*, подобно терминам *вид* и *классификация*, возник раньше, чем эволюционная биология, но, подобно этим терминам, он приобрел после 1859 г. новый, более точный и биологически более существенный смысл. Некоторые исследователи использовали разную терминологию для обозначения структурного и неструктурного сходства, но при все большем использовании в систематике неморфологических признаков такая дифференциация была бы, вероятно, непрактичной и вводила бы в заблуждение (см. Ремане, 1952; Симпсон, 1961; Уиклер, 1961). Подобно Боку (1963), мы предпочитаем вернуться к двум терминам Оуэна, определив их следующим образом:

*Гомологичными* признаками (или состояниями признаков) двух или более организмов считаются те признаки, которые можно проследить назад вплоть до того же признака (или состояния) у общего предка этих организмов.

*Аналогичными* признаками (или состояниями признаков) двух или более организмов считаются те, которые сходны, но не могут быть прослежены назад вплоть до того же признака (или состояния) у общего предка этих организмов.

В случае гомологии сходство не входит в определение, поскольку для гомологичных структур сходство совсем не обязательно (например, слуховые косточки млекопитающих и соответствующие челюстные кости низших позвоночных). В определении же аналогии приходится упоминать о сходстве, так как негомологичные признаки, которые не сходны, не считаются аналогичными (табл. 3).

Таблица 3

РАЗЛИЧИЕ МЕЖДУ ГОМОЛОГИЕЙ И АНАЛОГИЕЙ		
Внешнее проявление	Ведут начало от эквивалентного признака общего предка	
	Да	Нет
Сходное	Гомологичные	Аналогичные
Несходное	Гомологичные	

Имея четкое и недвусмысленное определение гомологичности, мы можем действовать так же, как при использовании концепций биологического вида или биологической классификации. Мы теперь должны искать данные, которые позволили бы установить, соответ-

ствую ли нашему определению или нет два сравниваемых нами признака. Существуют перечни критериев, которые помогают найти правильное решение, они будут обсуждены в гл. 10.

**4.8.2. Филогенетические законы.** Одна из причин, вызвавших дискредитацию филетического подхода к классификации, заключалась в том, что некоторые систематики полагались на так называемые филогенетические законы и принципы. Между тем многие из этих законов не только не надежны, но и просто неверны. Среди так называемых филогенетических законов, которые должны быть отвергнуты, необходимо назвать следующие:

1. Простое всегда является предковым по отношению к сложному.
2. Онтогенез (личиночные или эмбриональные стадии) повторяет филогенез.
3. «Тип» эволюирует гармонично, и, следовательно, все структуры и системы органов эволюируют с равной скоростью.
4. Существуют целенаправленные телеологические эволюционные тенденции (ортогенез).
5. Новые типы организмов возникают посредством скачка.

Ренш (1947), Ремане (1952) и Симпсон (1953, 1961) проанализировали некоторые из этих так называемых филогенетических законов, а также ряд других, здесь не перечисленных. Хенниг (1950, 1966) пытался создать новые филетические законы на основе кладизма.

## **Резюме**

Классификация, основанная на филетическом взвешивании признаков, имеет многочисленные преимущества. Это единственная известная система, имеющая здравую теоретическую основу; она имеет большую прогностическую ценность, чем классификации других типов; она стимулирует проведение сравнения по одному признаку за другим у организмов, между которыми предполагается филогенетическое родство; она побуждает исследовать дополнительные признаки и системы признаков, чтобы сделать классификацию более обоснованной и, следовательно, увеличить ее информационное содержание и прогностическую ценность. Наконец, она ведет к открытию интересных эволюционных проблем. Таким образом, системы, основанные на филетическом взвешивании признаков, не только имеют научные преимущества, но и наилучшим образом соответствуют требованиям практики, обладая большим общим информационным содержанием, чем искусственные системы.

## ИЕРАРХИЯ КАТЕГОРИЙ И ВЫСШИЕ ТАКСОНЫ

Каждую большую группу животных можно подразделять на все более и более мелкие подгруппы. Среди позвоночных мы различаем такие подгруппы, как птицы и млекопитающие. Среди млекопитающих — хищных и грызунов. Среди хищных — собакообразных и кошкообразных и т. д. Как говорил Дарвин (1859), «все организмы сходны друг с другом, причем степень сходства постепенно уменьшается, вследствие чего их можно классифицировать по группам, подчиненным другим группам», и если мы хотим построить классификацию этих видов, «эта классификация, очевидно, не является произвольной, подобно группированию звезд в созвездия». Следовательно, задача классификации состоит в разграничении этих групп и расположении их в правильной последовательности. При этом крайне важно, чтобы исследователь имел ясное представление о смысле терминов *таксон* и *категория* (1.2).

### **5.1. Высшие таксоны**

Группы видов, обнаруживаемые в природе, представляют собой высшие таксоны. Кошкообразные, хищные, млекопитающие и позвоночные — это высшие таксоны разного ранга. Первый шаг в классификации, обсуждавшийся в гл. 4, состоит в том, чтобы определить, какие виды обнаруживают сходство, свидетельствующее об их принадлежности к одной группе, и, кроме того, определить границы этих групп, т. е. положение разрывов между соседними группами.

*Высший таксон* — это совокупность родственных видов, отделенная от других совокупностей разрывом. Идеальная ситуация, подразумеваемая этим определением, встречается не всегда. Например, в монотипических таксонах «совокупность видов» состоит из единственного вида (ввиду отсутствия близких родичей), и разрыв, т. е. промежуток, отделяющий один высший таксон от другого, значительно варьирует по величине. Иногда он почти полностью перекрыт промежуточными видами (гл. 10 и Симпсон, 1961). Приведен-

ное определение не может помочь в установлении ранга таксона, поскольку оно одинаково пригодно для высших таксонов всех уровней — от рода и семейства до типа (5.4, 5.5, 5.6).

*Смысл высших таксонов.* Большинство четко определенных высших таксонов, особенно на уровне рода и семейства, занимает строго определенную нишу или адаптивную зону. Они обязаны своим происхождением инвазии в эту зону, совершенной видом-основателем, и последующей адаптивной радиации, за которой обычно следует успешный адаптивный сдвиг (Симпсон, 1953, 1959b, 1961; Майр, 1960, 1963, гл. XIX). Понимание того, что высшие таксоны имеют эволюционное происхождение, помогает определить их границы и ранг. В последние годы таксономисты уделяют много внимания проблеме происхождения высших таксонов (например, Шеффер и Хехт, 1965). Подчеркнуть экологическое значение высших таксонов рекомендуется по двум причинам (5.3.2, 5.4.3, 10.4). Во-первых, поскольку члены такого таксона являются потомками вида-основателя, который освоил новую адаптивную зону, они четко определяются как монофилетическая группа; во-вторых, поскольку все эти виды занимают одну и ту же адаптивную зону, несмотря на некоторую вторичную радиацию, они обычно обнаруживают значительную общность строения. Имея это в виду, можно избежать ненужного «дробления» (10.3). Виды или группы видов, которые не разделены четко выраженным разрывом, в большинстве случаев не занимают также четко выраженной ниши или адаптивной зоны.

В наследство от того времени, когда классификация рассматривалась как синоним определения, сохранилось ошибочное представление о высшем таксоне или, скорее, о членах высшего таксона как о носителях определительного признака. Фактически таксон представляет собой группу родственных форм, и не существенно, имеют ли они одни и те же «общие признаки». Многие таксоны основаны на некотором сочетании признаков, и часто ни один из этих признаков не присутствует у всех членов данного таксона, и тем не менее такой таксон может иметь надежную «политетическую» основу (4.7).

Группа родственных видов слагается из видов, происходящих от общего предка. Разумное группирование видов — необходимая основа хорошей классификации. Чтобы компенсировать возможные ошибки, обусловленные мозаичной эволюцией, параллелизмом и конвергенцией, следует произвести тщательное филетическое взвешивание многочисленных признаков (10.4). Классификации пчел (Миченер, 1944), бабочек-сатурнид (Миченер, 1952) и дневных бабочек (Эрлих, 1958) служат примерами подобного анализа. Если имеются палеонтологические данные, как в случае млекопитающих, их рассмотрение часто позволяет составить более ясное представление о высших таксонах (Симпсон, 1959b).

Практические аспекты процедуры разграничения таксонов и определения их ранга рассматриваются в гл. 10.

## 5.2. Линнеевская иерархия

Таксоны животных и растений в соответствии с их объемом располагаются в иерархии категорий. В царстве животных высшей из обычно используемых категорий является тип, а низшей — вид. Линней, первый систематик, установивший определенную иерархию таксономических категорий, различал в царстве животных только пять категорий: *classis*, *ordo*, *genus*, *species* и *varietas*. Вскоре, когда число известных животных возросло, что вызвало необходимость в более детальном подразделении, вошли в употребление еще две категории: семейство (между родом и отрядом) и тип (между классом и царством). *Varietas*, использовавшаяся Линнеем как произвольная категория для разного рода внутривидовых вариантов, была в конце концов отвергнута или заменена подвидом (3.3).

Остальные категории образуют основную таксономическую иерархию животных. Таким образом, любой данный вид принадлежит к семи следующим обязательным категориям:

	Волк	Медоносная пчела
Царство	<i>Animalia</i>	<i>Animalia</i>
Тип	<i>Chordata</i>	<i>Arthropoda</i>
Класс	<i>Mammalia</i>	<i>Insecta</i>
Отряд	<i>Carnivora</i>	<i>Hymenoptera</i>
Семейство	<i>Canidae</i>	<i>Apidae</i>
Род	<i>Canis</i>	<i>Apis</i>
Вид	<i>lupus</i>	<i>mellifera</i>

Пять основных высших категорий (род, семейство, отряд, класс и тип) позволяют определить место вида животных с достаточной степенью точности. Однако по мере увеличения числа известных видов и сопутствующего расширения наших знаний о степенях родства этих видов возникла необходимость указывать таксономическое положение видов более точно. Это было достигнуто путем дробления первоначальных семи основных категорий и введения между ними дополнительных категорий. Большую часть таких дополнительных категорий образуют, добавляя к первоначальной категории префиксы *над* (*super*) или *под* (*sub*). Так возникли надотряды и подотряды, надсемейства и подсемейства и т. д. Из таких новых категорий чаще всего используется, вероятно, *триба* — категория между родом и семейством. Палеонтологи, изучающие позво-

ночных, используют обычно категорию *когорта* — между отрядом и классом. Некоторые авторы используют для дополнительных подразделений такие термины, как *cladus*, *legio*, *sectio*. Некоторые используют *инфракласс* (ниже подкласса) и *инфраотряд* (ниже подотряда).

Общепринятыми категориями являются следующие:

Царство  
 Тип  
 Подтип  
 Надкласс  
 Класс  
 Подкласс  
 Когорта  
 Надотряд  
 Отряд  
 Подотряд  
 Надсемейство (-oidae)  
 Семейство (-idae)  
 Подсемейство (-inae)  
 Триба (-ini)  
 Род  
 Подрод  
 Вид  
 Подвид

В скобках указаны стандартные окончания названий триб, подсемейств, семейств и надсемейств (13.33). Стандартные окончания для категорий выше семейства в зоологии пока не приняты.

Линнеевская иерархия, где ранг приходится определять произвольно, часто подвергалась критике как ненаучная система классификации. Предлагались иные методы, например числовые схемы, но они не получили одобрения таксономистов прежде всего по двум причинам. Во-первых, для того чтобы придавать таксонам определенные численные значения, необходимо знать взаимоотношения между ними гораздо лучше, чем это возможно на основании имеющихся данных. Во-вторых, если мы придадим таксонам такие значения, то система застынет в некоем окончательном варианте, что будет препятствовать ее дальнейшему усовершенствованию. Именно субъективность, линнеевской иерархии придает ей ту гибкость, которой требует неполнота наших знаний о взаимоотношениях таксонов. Она позволяет предлагать различные модели этих взаимоотношений и дает разным авторам возможность испытать, при каком именно соотношении между дроблением и объединением система может вобрать в себя максимальное количество информации.

Подобно всякой другой научной теории, она всегда будет провизорной (4.5). Логическая структура иерархии рассмотрена у Бака и Халла (1966).

### **5.3. Высшие категории**

*Определение.* Высшая категория — это класс, в который помещают все таксоны, имеющие в иерархической классификации одинаковый ранг. Категория, избранная для данного таксона, указывает его ранг в иерархии. Как было объяснено в гл. 1, в основе таксонов лежат зоологические реальности, в основе категорий лежат понятия. В этом отношении нет различия между видовой категорией и высшими категориями — от рода и выше. Однако во многих других отношениях между концепцией вида и концепциями высших категорий имеются весьма серьезные различия.

Видовая категория определяется операционально путем испытания эффективности изолирующих механизмов в природе, тогда как надвидовые категории объективно определить невозможно. Видовая категория означает специфичность, обособленность и отличность, тогда как высшие категории несут функцию объединения и упорядочения, подчеркивая не различия между видами, а сходство между группами видов. Высшие категории — понятия собирательные. Хотя для высших категорий, так же как и для ранга, который они обозначают, не существует операционального определения, они имеют объективный базис, поскольку какой-либо таксон, помещенный в высшую категорию (если она правильно ограничена), является «естественным», т. е. состоит из потомков общего предка. Высшие таксоны часто, если не всегда, хорошо разграничены и отделены от других таксонов того же ранга хорошо выраженным разрывом.

Наконец, результаты сравнительных исследований предоставляют данные, используемые для разграничения высших таксонов и распределения их по категориям, тогда как критерием, используемым при определении ранга на видовом уровне, служит скрещиваемость, поскольку вид — понятие относительное (Майр, 1957b), а высшие категории — нет.

Таксономисты доэволюционного периода, в том числе и Линней, использовали высшие категории, но не могли показать их значение в рамках аристотелевой философии; это было особенно очевидно в отношении категорий выше родового уровня. Они старались объяснить возникновение категорий, производя низшие категории от высших путем расщепления, что было пережитком тогизма. Именно Дарвин дал научное объяснение высшим категориям (1859): «Естественная система представляет генеалогическое распределение существ, как в родословном древе; но размер изменений, пройденных разными группами, выражается в размещении

их по разным так называемым родам, подсемействам, семействам, подотрядам, отрядам и классам». Потомки уклоняющихся видов могут в процессе эволюции превратиться в другой род, род в ходе геологической истории — в другое семейство и т. д. Происхождение высших категорий, таким образом, совершенно противоположно тому, что представляли себе философы-схоласты. Не низший ранг получается в результате деления высших категорий, а ранг высшей категории достигается в процессе эволюции.

Большинство таксонов выше уровня семейства четко разграничены. Моллюски, пингвины, жуки и в сущности большинство высших таксонов отделены от своих ближайших родичей несомненным разрывом значительно более четко, чем большинство родов и семейств. Тем не менее остается справедливым, что высшие категории, в которые мы помещаем эти таксоны, плохо определены. Категория обозначает ранг, а пока еще не найдено мерил для объективной оценки ранга таксонов. Вряд ли можно найти хоть один высший таксон, ранг которого не оценивался бы одними специалистами выше, а другими ниже. Именно произвольность определения отличает высшие категории от категории вида. Критерии и операции, используемые при процедуре оценки рангов, подробно обсуждаются в гл. 10 (10.4).

## 5.4. Род

**5.4.1. Определение.** Род — это низшая из высших категорий и низшая из всех категорий, устанавливаемых строго по сравнительным данным (Кэйн, 1956). Для современного таксономиста род по своей концепции не отличается от семейства, отряда или других высших категорий. У Линнея, который основывал свою теорию классификации на принципах аристотелевой логики, род занимал совершенно особое место (Кэйн, 1958). Этот факт представлял бы для нас только исторический интерес, если бы Линней не включил аристотелеву логику в биномиальную систему номенклатуры.

Поскольку ни для одной из высших категорий не имеется операционального определения, приходится принять прагматическое определение: *род — это таксономическая категория, включающая один вид или монофилетическую группу видов, отделенную от других таксонов того же ранга [других родов] явным разрывом.* По практическим соображениям рекомендуется, чтобы величина разрыва находилась в обратной зависимости от величины таксона. Другими словами, чем больше видов входит в данную группу видов, тем меньше разрыв, необходимый для того, чтобы признать эту группу отдельным таксоном, и чем меньше группа видов, тем больше разрыв, необходимый для ее выделения. Со времени Линнея одна из функций рода — разгрузить память (облегчить извле-

чение информации), и рекомендация «обратного соотношения» избавляет от необходимости выделения обременительного множества монотипических родов. Выделение в качестве родов группы видов оптимального размера — операция, требующая опыта, ясности суждения и здравого смысла. Полезные при этом критерии рассматриваются в гл. 10.4.

Эквивалентное, почти идентичное, прагматическое определение применимо к надродовым категориям — семейству, отряду, классу и т. д.

Для того чтобы таксон можно было возвести в определенный ранг, он должен соответствовать ряду требований (10.5). Он должен достаточно отличаться от других таксонов того же ранга; он должен быть отделен от них разрывом; он должен занимать обособленную нишу или адаптивную зону, и при отсутствии заметного разрыва он не должен обнаруживать слишком большую внутреннюю изменчивость (гетерогенность). Наконец, он должен, если это возможно, удовлетворять определенным практическим требованиям, вследствие чего выделение какого-то высшего таксона часто представляет собой гармоничный компромисс в отношении указанных требований. Только идеальный род четко отделен разрывом, имеет надлежащую величину, внутренне гомогенен и занимает ясно выраженную адаптивную зону.

О номенклатуре родовых названий см. 13.38, а также 13.31 и 13.39.

**5.4.2. Родовые признаки.** Таксономических признаков, которые бы служили доказательством родовой обособленности, не существует (7.5). В таксономической литературе не было бы бесчисленных родовых синонимов, если бы систематики всегда помнили изречение Линнея (1737): «Род придает определенные признаки, а не признаки создают род». Это изречение в известном смысле все еще сохраняет силу, хотя мы и отказались от аристотелевой логики, на которой Линней основывал свое утверждение. Наиболее надежные роды основаны на полном понимании и взвешивании различных уже упоминавшихся соображений (Миченер, 1957).

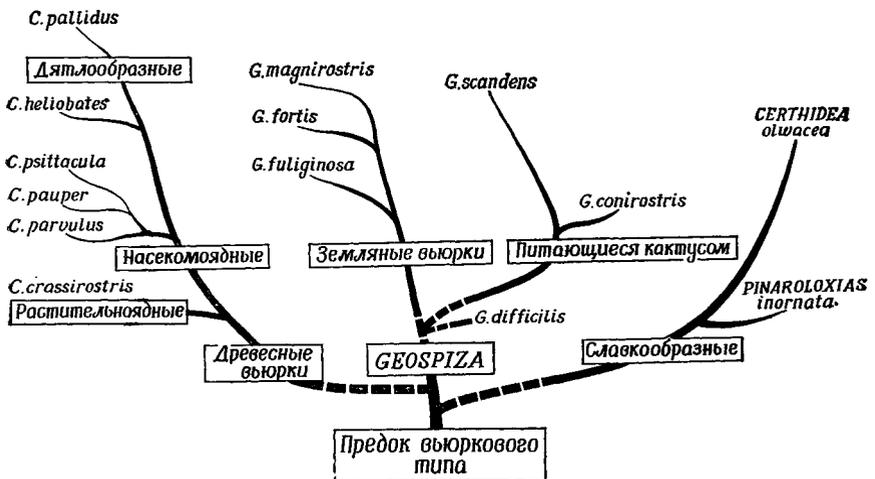
Виды, включаемые в тот или иной род, обычно имеют много общих признаков, что облегчает их выделение. Выделение высшего таксона всегда основано в общем на наличии комплексов коррелированных признаков (10.4). В эти комплексы иногда могут входить довольно мелкие и мало заметные признаки, но, как сказал Дарвин (1859, стр. 417), «такое значение несущественных признаков для классификации зависит преимущественно от их корреляции с другими более или менее существенными признаками. Значение же комплекса признаков в естественной истории совершенно очевидно». Этому принципу систематики придавали столь важное значение, что нередко, обнаружив вид, у которого отсутствовал тот или иной признак коррелированного комплекса, они начинали дро-

бить роды; т. е. вместо того, чтобы пересмотреть свое представление о данном роде, они создавали новый род.

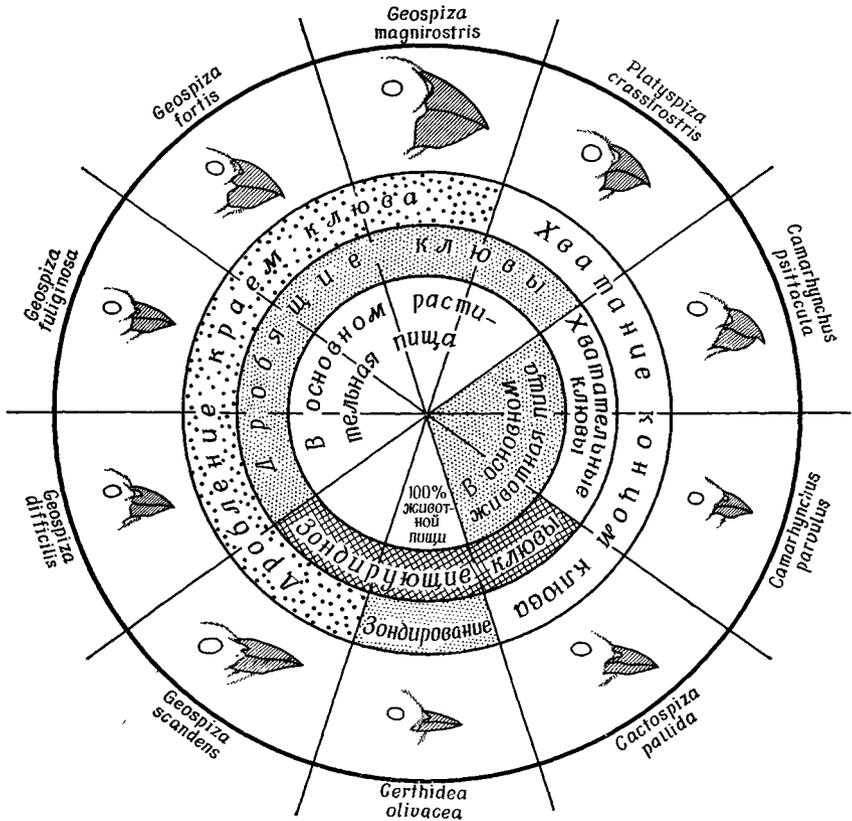
Некоторые роды представляют собой явные естественные группы, но тем не менее их не удается недвусмысленно диагностировать по одному признаку. Это происходит потому, что каждый признак, будучи диагностичным для большинства видов, изменяется или отсутствует по крайней мере у какого-нибудь одного вида данного рода (4.7). Это справедливо, например, для многих родов и даже семейств птиц.

**5.4.3. Смысл рода.** Когда мы придаем группе видов ранг рода, мы тем самым признаем за ней ряд свойств, характерных для всех высших категорий. Родовой таксон — филогенетическая единица, и это означает, что включаемые в него виды происходят от общего предка. Кроме того, почти во всех случаях род представляет собой также и экологическую единицу, состоящую из видов, приспособленных к определенному образу жизни. Ниша рода, очевидно, шире, чем ниша вида, но как та, так и другая ниши существуют. Лэк (1947) убедительно показал приспособительный смысл рода у вьюрков Галапагосских островов (фиг. 19 и 20).

Как всякая операция в классификации, выделение родового таксона равноценно предложению научной теории. Подобно всем научным теориям, она должна иметь пояснительную, эвристическую и прогностическую ценность (4.5). Если существует несколько взаимоисключающих способов ограничения родов, мы должны руководствоваться теми же принципами, как и при оценке любой научной теории. «Там, где имеются альтернативы, мы останавливаем



Фиг. 19. Адаптивная радиация дарвиновых вьюрков (Geospizinae) на Галапагосских островах (Лэк, 1947).



Фиг. 20. Приуроченность к нишам, характер питания и строение клюва у десяти видов *Geospizinae* с острова Индефатигэбль (Боумен, 1961).

свой выбор на той теории или концепции, которая наиболее полезна, — той, которая позволяет обобщить большую часть наблюдений и сделать наиболее надежные предсказания» (Инджер, 1958). Замечания относительно концепции рода можно найти также у Розена и Бэйли (1963).

### 5.5. Семейство

Как и в случае рода и других высших категорий, дать объективное определение категории семейства невозможно. То, что непрофессионал называет «сортом животных» (kind of animal), часто представляет собой семейство: божьи коровки (*Coccinellidae*), жуки-усачи (*Cerambycidae*), дятлы (*Picidae*), ласточки (*Hirundinidae*) и т. д. Степень обособленности группы родов, необходимая для того, чтобы рассматривать ее как семейство, различна для раз-

ных групп животных по ряду причин, отмеченных ранее. Если мы попытаемся дать определение категории семейства, то оно окажется эквивалентным определению рода.

*Семейство — это таксономическая категория, содержащая один род или монофилетическую группу родов и отделенная от других семейств явным разрывом.* Так же как и в случае рода, рекомендуется, чтобы величина разрыва находилась в обратной зависимости от величины семейства.

Подобно роду, но, вероятно, даже в большей степени, семейство обычно отличается определенными приспособительными признаками, обеспечивающими его соответствие определенной нише или адаптивной зоне (например, дятлы семейства *Picidae*, листоеды семейства *Chrysomelidae* и т. д.). В большинстве случаев семейства явно старше, чем роды, и чаще бывают распространены по всему земному шару. Энтомолог, которому известны 422 семейства насекомых Британии, может отправиться в Африку или даже в Австралию и встретить там почти все те же самые семейства, занимающие сходные ниши.

Таким образом, семейство — это очень полезная категория. Английскому энтомологу пришлось запомнить только 422 названия, чтобы разместить в общей сложности около 4767 родов и 20 244 вида. Это особенно полезно специалисту по общей зоологии, так как каждое семейство обычно имеет определенный общий облик, различимый с первого взгляда, и все его виды занимают сходные ниши в характерных для них сообществах, как, например, большая часть из тысяч видов семейства *Cerambycidae* (жуков-усачей) мировой фауны.

В каждой данной местности разные семейства, подобно разным видам, обычно обособлены. Ясно выраженные разрывы между семействами — скорее правило, чем исключение, и определение до семейства при исследованиях местной фауны не вызывает затруднений. К сожалению, ситуация становится более сложной, если предпринимается изучение мировой фауны. Часто оказывается, что на каждом материке семейства распадаются на различные обособленные группы, причем иногда обнаруживаются формы, заполняющие разрывы между семействами. На уровне семейства могут существовать реликтовые группы, что препятствует попыткам создания четкой классификации. В результате во многих группах насекомых (щитовки, тли, водомерки и т. д.) пришлось делать выбор между расширением понятия семейства за пределы, удобные для исследования местных фаун, и признанием связующих экзотических форм отдельными семействами с использованием категории надсемейства для группы в целом. В энтомологии, видимо, существует тенденция, не всегда желательная, принять вторую из этих альтернатив. В орнитологии обнаружение тропических родичей для форм умеренной зоны привело к уменьшению числа семейств; например,

изучение тропических родов заставило многих авторов рассматривать мухоловок Старого Света (*Muscicapidae*), славок *Sylviidae* и дроздов (*Turdidae*) лишь как подсемейства более широко понимаемого семейства *Muscicapidae*.

Линней не различал семейство как категорию, но замечательно, что большинство его родов было затем возведено в ранг семейств. Отсюда мы можем заключить, что его концепция рода сопоставима с нашей современной концепцией семейства и различия между родом и семейством чисто количественные. Поскольку в 1758 г. было известно только 312 родов животных, Линнею не нужна была промежуточная категория между родом и отрядом. Однако число вновь открытых форм животных возрастало так быстро, что натуралисты начала XIX в. постепенно создали и стали повсеместно применять концепцию семейства, чтобы обозначить промежуточный уровень между родом и отрядом. Число семейств продолжает расти благодаря расширению знаний о существующих животных и открытию новых форм. Так, к концу XIX в. различали примерно 1700 семейств животных. (Перье, 1893—1932, «*Traité de Zoologie*»). Эта тенденция сохраняется и до сих пор, о чем можно судить хотя бы потому, что Брюс, Меландер и Карпентер различают 941 семейство одних только насекомых. О номенклатуре семейств см. гл. 12, а также 13.30, 13.33 и 13.35—13.37.

### **5.6. Отряды, классы и типы**

В современной фауне таксоны выше уровня семейства в общем очень ясно выражены и значительно реже связаны переходами, чем семейства или роды. Из этого общего правила есть два исключения. Во-первых, все еще имеются сомнения относительно значения таксономических признаков в некоторых группах низших беспозвоночных, например у губок и турбеллярий; иногда вследствие изменения относительных весов определенных признаков происходила полная перестройка классификации на уровне отряда. Во-вторых, даже в тех случаях, когда имеется полное единодушие относительно разграничения таксонов, возникают серьезные разногласия относительно оценки рангов. Вместо того чтобы различать больше подотрядов и надсемейств, некоторые авторы повышали почти все таксоны в ранге, что приводило к значительному нарушению равновесия между соответствующими частями системы (10.3 и 10.4).

Таксоны, имеющие ранг высших категорий, представляют собой главные ветви филогенетического дерева. Характерные для них основные структурные типы сложились на ранних этапах эволюции, и об их специальном приспособительном значении сейчас можно в лучшем случае лишь догадываться. На эти основные типы, по-видимому, накладывались бесконечные адаптивные модификации, возникшие в результате ряда адаптивных радиаций, которые

происходили в классах и типах. Следовательно, в общем таксоны высших категорий могут быть определены в терминах основных типов строения, но если не считать некоторых высокоспециализированных групп, таких, как отряд Siphonaptera (блохи), отряд Chiroptera (рукокрылые), отряд Impennes (пингвины) и т. д., отличительные признаки высших таксонов не сводятся ни главным образом, ни даже преимущественно к частным адаптациям. Таксоны, входящие в состав высших категорий, в большинстве случаев широко распространены в пространстве и во времени. О названиях высших таксонов см. 13.34.

Как и в случае родов и семейств, существовала тенденция к увеличению числа различаемых таксонов рангом выше семейства. Согласно последним сводкам, существует примерно 25 типов, 80 классов и 350 отрядов ныне живущих животных.

### **5.7. Практические соображения при построении классификации**

Как подчеркивалось в гл. 4, в основе биологической классификации лежит тот факт, что эволюция приводит к образованию групп видов, связанных более или менее близким родством. Таким образом, эволюция строго ограничивает число возможных классификаций. Тем не менее даже в тех случаях, когда филогения некоторой группы организмов не вызывает разногласий, почти всегда можно предложить на основании имеющихся данных ряд взаимоисключающих классификаций. Причина этого заключается в том, что три операции, производимые таксономистом, неизбежно несут в себе элемент произвольности: 1) разграничение групп, которые мы формально признаем таксонами (их «размер»); 2) ранг в иерархии, который мы приписываем данному таксону (например, триба, подсемейство, семейство); 3) положение данной группы в последовательности таксонов. Необходимость представить многомерное филогенетическое древо в виде линейной последовательности создает возможность множества взаимоисключающих расположений (10.7). Классификация будет тем более успешной, чем яснее создающий ее систематик понимает, что основное назначение классификации — быть полезной. Классификация — это система связи, и наилучшая классификация та, которая соединяет в себе максимальное содержание информации с максимальной легкостью ее извлечения. Например, классификация, которая пытается выразить все возможные оттенки родства (путем «дробления»), делает извлечение информации крайне затруднительным и, следовательно, не соответствует своему назначению. Систематик должен помнить, что ключ к картотеке не должен нести в себе всю информацию, содержащуюся в картотеке. Частные соображения, которые необходимо принимать во внимание при создании полезной и стабильной классификации, обсуждаются в гл. 10.

**ЧАСТЬ ВТОРАЯ**  
**МЕТОДЫ**  
**ЗООЛОГИЧЕСКОЙ**  
**КЛАССИФИКАЦИИ**

Глава 6

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ**  
**КОЛЛЕКЦИИ И ПРОЦЕСС**  
**ОПРЕДЕЛЕНИЯ**

Классификация основана на сравнении экземпляров, представляющих популяции и виды. Мы можем выявить специфичные для данного вида признаки только путем сравнения его с другими сходными видами, лучше всего — с его ближайшими родичами. Сравнительная коллекция, следовательно, столь же необходима таксономисту, как электронные микроскопы, аппараты Варбурга, ультрацентрифуги и т. п. — биологу, работающему на клеточном и молекулярном уровнях.

Материалы либо заимствуют в музеях, которые являются хранилищами систематических коллекций, либо собирают сами специалисты. В большинстве случаев следует использовать оба источника. Для решения вопросов по некоторым сложным территориям заимствованного материала обычно бывает недостаточно; к тому же он не дает биологической информации, которая столь необходима в современном таксономическом исследовании. Однако вместе с тем коллектору-одиночке пришлось бы усиленно трудиться много лет, чтобы достигнуть широкого географического охвата, который дает музейная коллекция, собиравшаяся в течение десятков лет, а то и веками.

**6.1. Систематические коллекции**

**6.1.1. Ценность коллекций.** Музеи играют важную роль как центры документации. Они служат постоянным источником данных о фаунах и флорах, что особенно важно для тех мест, в которых

биота подверглась разрушительному влиянию естественных катастроф или деятельности человека. Это прежде всего касается локализованных биот рек, озер и островов. Музеи хранят сборы из многих областей, которые в той или иной мере недоступны вследствие их отдаленности или по иным причинам. Если бы возникла необходимость вновь собрать материалы, хранимые ныне в различных учреждениях, то это во многих случаях обошлось бы очень дорого или вообще оказалось бы невозможным. Часть материалов имеет уникальную ценность, составляя основу опубликованных исследований; они могут впоследствии снова понадобиться для проверки первоначальных данных или же для нового исследования в свете более новых данных или с применением новых методов. Обзор по вопросу о научном значении таксономических коллекций дан Майром и Гудвином (1956).

Таксономическая ревизия какой-либо группы возможна только в том случае, если может быть собран соответствующий материал по большей части включаемых в нее видов. Таким образом, вполне оправдано и даже необходимо, чтобы хранители музеев создавали свои коллекции по группам, которые они или их сотрудники предполагают изучать в будущем. Таксономист-практик знает по опыту, как много ревизий было начато, но не доведено до конца из-за недостатка соответствующего материала. Если какой-то коллекционный материал в данное время не используется, это не значит, что он мертв. Коллекции служат справочным материалом, и в этом плане они столь же необходимы, как книги в библиотеке, которые также не используются непрерывно, но должны быть доступны, когда в них возникает надобность.

**6.1.2. Цель научной коллекции.** Для таксономиста старого толка с его типологической ориентацией коллекция была прежде всего определительной коллекцией. Если он получал дополнительные экземпляры видов, уже представленных в данной коллекции, он считал их дублетами, которые можно использовать для обмена или просто отдать кому-нибудь. Согласно современным воззрениям биологическая классификация — это расположение популяций в определенном порядке (гл. 4). В таком случае коллектирование представляет собой взятие выборки из популяции. Учитывая огромное разнообразие большинства естественных популяций (гл. 8), следует брать и сохранять адекватные выборки из каждой популяции (6.1.6).

Но что означает «адекватный»? Существуют одержимые коллекторы, которые настаивают на хранении многих тысяч экземпляров каждого вида. Идеал лежит где-то посередине между типологической крайностью — сохранением только одного типичного экземпляра каждого вида — и склонностью к накоплению, характерной для одержимого коллектора. В поисках правильного решения следует руководствоваться различными соображениями. Для

вида, отличающегося сильной индивидуальной и географической изменчивостью, необходимо иметь больше материала, чем для малоизменчивого вида. Для изучения видовых и подвидовых признаков необходим больший материал, чем для изучения признаков высших таксонов. Птицы, например, в целом более однородны по своей анатомии, чем по признакам оперения. Было бы нелогично поэтому хранить по каждому виду такие большие серии фиксированных в спирту экземпляров, какие необходимы для изучения географической изменчивости признаков оперения.

Размер выборки, таким образом, зависит от целей исследования. Наличие какого-либо анатомического признака, служащего диагностическим для высшего таксона, в большинстве случаев не подвержено большой изменчивости, и для работы достаточно иметь по 1—2 фиксированных экземпляра для ряда родов. Однако для проведения популяционного анализа, касается ли он исследования размеров, пропорций, окраски или полиморфизма, требуются большие выборки из многих разных местностей. У рыб, например, где каждая популяция данного вида может иметь различные статистические характеристики по разным меристическим признакам (лучи плавников, позвонки и т. д.), один-единственный экземпляр из каждой местности говорил бы нам очень мало. Все феноны вида должны быть по возможности представлены в коллекции.

**6.1.3. Коллектирование и исследование.** В целом таксономисты тратят лишь небольшую часть своего времени на сборы нового материала. Большинство специалистов также довольно хорошо управлялись с материалом, который сами собрали. Имеются исключения. Некоторые большие экспедиции XIX в. собрали материал, который до сих пор все еще не обработан полностью. Некоторые таксономисты не могут устоять против искушения выехать летом в поле, надеясь обработать материал в течение последующей зимы. Однако те, кто преподает в университетах, часто слишком заняты в течение академического года, чтобы продолжать свои таксономические исследования. В таких случаях целесообразен мораторий на дальнейшее коллектирование, чтобы предотвратить чрезмерное накопление неразобранных ящиков, оставшихся от предыдущих полевых сезонов. Большие океанографические экспедиции также имеют тенденцию накапливать гораздо больше материала, чем могут немедленно обработать специалисты, число которых крайне мало. Однако даже подобный материал обычно обрабатывается хотя бы в такой степени, чтобы сделать его доступным для специалистов (6.3.1).

**6.1.4. Объем коллекций.** Лишь немногие крупные государственные музеи пытаются охватить все группы животных в масштабе всего земного шара. Большинство же музеев ограничиваются главным образом какой-то определенной географической областью и некоторыми группами животных. Для персонала музея чрезвычай-

чайно важно иметь четкую программу приобретения материала. Слишком широкий охват неизбежно ведет к поверхностности и не дает возможности достигнуть глубины, необходимой для монографических исследований. В настоящее время наблюдается ясно выраженная и весьма благоприятная тенденция отказываться от экспедиции с широкими задачами и от фаунистических обследований в пользу интенсивного коллектирования отдельных семейств или родов. Например, покойный адмирал Х. Лайнс, которого особенно интересовали *Cisticola* — род африканских славок, включающий около 40 видов, — совершил целый ряд путешествий для сбора коллекций почти во всех уголках Африки. Он сочетал сбор экземпляров с детальным изучением экологии, образа жизни, пения и устройства гнезд у этих птиц. В результате род *Cisticola*, ранее приводивший в отчаяние таксономистов-орнитологов, теперь довольно хорошо изучен (Лайнс, 1930). Другим примером может служить работа Крейна по крабам (*Uca*).

При проведении фаунистических обследований следует иметь в виду ряд соображений. Такое обследование должно охватывать всю естественную географическую область. Наилучшие результаты дают фаунистические обследования, сосредоточенные на определенной таксономической группе. Наиболее выдающимся предприятием в этом плане за последние десятилетия была, вероятно, экспедиция Уайтнея в южные моря, работавшая под руководством Американского музея естественной истории в Нью-Йорке. Эта экспедиция посетила практически каждый остров в южной части Тихого океана от островов Туамоту и Маркизских островов на востоке до архипелага Бисмарка, островов Палау и Марианских островов на западе, занимаясь в основном сбором птиц. Она работала непрерывно с 1921 по 1934 г., а отдельные коллекторы продолжали работать до 1940 г. По существу коллекции, собранные этой единственной экспедицией, дали материал не только для десятков подробных ревизий, но также для фундаментальных зоогеографических и эволюционных исследований, таких, как «Систематика и происхождение видов» (Майр, 1942). Одна хорошо собранная коллекция имеет гораздо большую ценность, чем эквивалентное число экземпляров в коллекциях, собиравшихся от случая к случаю.

**6.1.5. Где и как коллектировать.** Каждая коллекторская поездка должна быть тщательно спланирована. Предварительно следует собрать всю возможную географическую информацию, в том числе данные о распределении типов растительности, о высотах, об условиях в разное время года, средствах транспорта и т. п. Кроме того, необходимо тщательно проанализировать ранее собранные коллекции и отметить на карте типовые местности. Нанесение на карту мест сбора и особенно ареалов видов позволит выявить основные пробелы. Если главная цель — изучение географической

изменчивости, особое внимание следует уделить периферии ареала каждого вида. Именно там чаще всего встречаются географические изолаты и зарождающиеся новые виды. Если вид обнаруживает сезонную изменчивость, коллектирование следует проводить во все времена года. У многих животных период, в течение которого встречаются половозрелые особи, относительно короток, поэтому коллектирование следует проводить именно в это время<sup>1</sup>. Это особенно важно в тех случаях, когда требуются данные о пении, брачном поведении, строении гнезда, белках яйца, эмбрионах или другие материалы, которые можно получить только в течение сезона размножения. В случае аллопатрических популяций, статус которых неясен (виды или подвиды), следует предпринять специальную попытку собрать коллекцию в пограничной зоне, чтобы установить, происходит ли интерградация. Быстрый рост населения земного шара, характерный для нашего времени, влечет за собой интенсификацию сельского хозяйства и стремительное уничтожение лесов: поэтому во многих областях крайне необходимо срочно произвести сборы коллекций, пока не исчезли местные фауны. В настоящее время это гораздо более насущная задача, чем коллектирование в отдаленных необитаемых районах.

Бесчисленные методы сбора различных групп животных описаны в обычных руководствах по коллектированию. Непрерывно разрабатываются новые методы, такие, как паутинные сети для сбора птиц и «черный свет» (ультрафиолетовые лампы) для сбора насекомых. Разного рода ловушки, приманки, яды и т. д. хорошо известны специалистам, которые обычно делятся этой информацией с начинающими. В зависимости от того, какую группу животных предстоит собирать, могут оказаться полезными те или другие из следующих книг (полные названия приведены в списке литературы):

Андерсон (1949) — позвоночные; Антони (1945) — млекопитающие; Беер и Кук (1957) — эктопаразиты; Бианко (1899) — морские животные; Британский музей (1936ff) — различные группы; Кирби (1950) — простейшие; Куммель и Рауп (1965) — ископаемые; Макфедьен (1955) — почвенные членистоногие; Олдройд (1958) — насекомые; Петерсон (1934, 1937) — насекомые; Оман и Кушмен (1946) — насекомые; Рассел (1963) — морская фауна; ван Тине (1952) — птицы; Вагстаф и Фидлер (1955) — беспозвоночные. Много данных, относящихся к специальным методам, содержится в книге Кнудсена (1966).

<sup>1</sup> Так, в наших широтах мелких грызунов следует собирать весной, когда почти вся популяция состоит из взрослых (перезимовавших) особей. Добыча не столь велика, как осенью, однако почти каждый экземпляр полноценен, тогда как летом и осенью в сборах преобладают молодые и полувзрослые животные, с точки зрения систематики неполноценные. — *Прим. ред.*

**6.1.6. Состав коллекций.** Классическая систематическая коллекция обычно представляется нам в виде собрания высушенных или погруженных в фиксатор, например в спирт, экземпляров. Хотя такие экземпляры составляют необходимую основу всех таксономических исследований, информация, которую можно извлечь из мертвых коллекционных экземпляров, ограничена. Современный систематик нуждается в значительной дополнительной информации, большую часть которой он должен собирать сам, изучая живой организм в его естественной среде или в лаборатории.

Коллектирование должно по возможности обеспечивать получение несмещенных выборок из популяций. Не следует стараться собрать побольше «аббераций» или, в случае видов с половым диморфизмом, направлять все усилия на сбор экземпляров одного пола — того, который больше бросается в глаза. Нужно собирать не только взрослых, но брать адекватные выборки особей на всех стадиях роста (в том числе и личинок) и сопутствующих паразитов. Коллектирование следует производить таким образом, чтобы обеспечить материалом не только того, кто описывает виды, но также и эволюциониста.

Коллекции экземпляров могут быть дополнены коллекциями разного рода записей. К ним относятся: фильмы о брачном поведении и о других аспектах поведения; записи звуков, издаваемых животными (фонотеки, магнитофонные ленты, спектрограммы звуков); коллекции фотографий или следов деятельности животных (гнезда, галлы, паутина, слепки следов и т. п.). Кроме того, коллекции целых экземпляров животных должны быть дополнены материалами, необходимыми для гистологических, цитологических (хромосомных) и биохимических исследований (7.4).

Для получения такого дополнительного материала требуется, как минимум, не только полевая работа, но во многих случаях продолжительное пребывание на полевом стационаре, особенно в тропиках, субтропиках или в Арктике. В музеях все чаще устанавливают аквариумы, террариумы, инсектарии, авиарии и т. п., чтобы можно было изучать живых представителей видов и проводить с ними эксперименты<sup>1</sup>. В современном музее хорошо понимают; что изучение разнообразия природы требует гораздо более широкого подхода, чем полагали систематики прошлых поколений.

**6.1.7. Сохранение экземпляров.** Способы обеспечить сохранность экземпляров животных для разных таксономических групп различны. Основное правило — это хранить экземпляры таким образом, чтобы свести к минимуму возможность любого рода повреждений, вызванных насекомыми или плесенью, окислением или

---

<sup>1</sup> В частности, все большее значение приобретают эксперименты по гибридизации. — *Прим. ред.*

выцветанием под влиянием солнечного света, высыханием, разложением белков и т. д. Здесь снова следует отослать читателя к руководствам и справочникам, которые мы перечисляли выше (6.1.5). При надлежащем хранении музейные экземпляры по некоторым группам все еще находятся в удовлетворительном состоянии спустя 200 лет после того, как они были собраны. Поскольку число вымерших видов все время увеличивается, проблема «вечного» хранения встает все чаще. Некоторые недавно предложенные методы, такие, как заключение в пластмассы, слишком новы, чтобы можно было делать прогнозы. При хранении в спирте возникают проблемы запечатывания и подходящих сосудов (см. Стори и Вильмовский, 1955; Леви, 1966).

**6.1.8. Эtiquетирование.** Экземпляр, не имеющий этикетки, составленной по всем правилам, бесполезен для большей части таксономических исследований. Этикетка имеет столь большое значение, что иногда шутя говорят, будто она важнее самого экземпляра. Желательно, чтобы этикетка содержала много разного рода сведений, но самое главное — точную информацию о месте сбора. Если речь идет о таких формах, как некоторые наземные улитки, у которых популяции, обитающие на расстоянии всего лишь 0,5 км друг от друга, различаются как расы, место сбора следует указать очень точно. Если это место — маленький поселок, ферма, холм, река или другая географическая точка, которую не легко найти на обычных картах (например, на топографической карте США), на этикетке следует указать его положение по отношению к какому-либо хорошо известному месту («15 миль С-З от Энн-Арбора, Мич»). Для всех мало известных местностей следует указывать название округа или района. Если экземпляр был добыт в горах, всегда следует указывать высоту, и если в океане — глубину. Дополнительные экологические сведения важны, а в некоторых случаях даже необходимы, особенно для таких форм, как растительноядные насекомые или видоспецифичные паразиты.

Всегда, когда это возможно, этикетку следует писать в поле во время препарирования экземпляра. Всякая замена временных этикеток постоянными представляет собой потенциальный источник ошибки. Этого, однако, нельзя избежать при сборе насекомых, когда этикетки печатаются для целых партий экземпляров. Все существенные данные должны быть записаны на первоначальных этикетках. Данные, записанные в полевой дневник, часто остаются без внимания или же становятся недоступными, например при делении коллекции. Первоначальную этикетку никогда не следует заменять музейной этикеткой. Какие-то ошибки при такой замене неизбежны. Если делают дать музейную этикетку, ее следует довести к первоначальной. Этикетки, прикрепленные к экземплярам, сохраняемым в спирте или формалине, должны быть защищены

от разрушения. Надписи должны быть устойчивы к выцветанию и вымыванию.

Характер данных, которые необходимы (помимо указания места), зависит от рассматриваемой группы. Большинство хороших коллекторов-орнитологов, например, записывают на этикетке не только место, дату и имя коллектора, но также пол экземпляра (на основании вскрытия), размеры гонад, степень окостенения черепа (что важно для определения возраста), вес (в граммах) и окраску мягких частей (ван Тине, 1952).

Время, затраченное на то, чтобы сделать эти записи, с лихвой окупается увеличением ценности экземпляров.

## **6.2. Хранение коллекций**

На каждого систематика рано или поздно ложится ответственность за хранение коллекций. Это требует большого опыта и специальных знаний, но также, что более важно, ясного понимания назначения коллекций, различий в характере коллекций, необходимых в разных областях систематики, и различных правил использования коллекций. Большая часть информации по этому вопросу публикуется в журнале «Cigatog».

**6.2.1. Подготовка материала для изучения.** Шкурки птиц и млекопитающих готовы для изучения в том виде, в каком их присылает коллектор с места полевых работ. Черепа млекопитающих должны быть очищены. Одних насекомых никогда не следует помещать в спирт или иные фиксирующие жидкости; другие теряют ценность, если их высушить. Беспозвоночные, сохраняемые в спирте или формалине, обычно пригодны для изучения в том виде, в каком они хранятся. В случае более мелких форм может потребоваться изготовить тотальные микроскопические препараты или препараты отдельных частей и органов. Соответствующие инструкции можно найти в справочниках по микроскопической технике (Кларк, 1961; Франкон, 1961; Грэй, 1954, 1958; Джонс, 1950; Ли, 1950; Нидхэм, 1958). Насекомых по большей части накальвают на булавки и расправляют им крылья, если они имеют таксономическое значение (или красивы), как, например, у дневных и ночных бабочек и некоторых кобылок (литературу см. 6.1.5). Во многих группах насекомых виды можно определить только путем исследования гениталий; при этом понадобится изготовить сухие или влажные микроскопические препараты гениталий. Для хранения простейших существуют специальные методы (Корлис, 1963).

**6.2.2. Помещение.** Научные коллекции должны храниться, подобно научным библиотекам, в огнестойких зданиях, в достаточной степени непроницаемых для пыли. Все больше и больше музеев строит для своих коллекций здания с кондиционированным воздухом. Здания, первоначально предназначенные для выставочных

коллекций, обычно совершенно не подходят для хранения научных коллекций. Резкие колебания температуры и влажности повреждают музейные ящики и сами экземпляры. Фотографии и пленки следует хранить в комнатах с кондиционированным воздухом. Коробки или ящики для хранения экземпляров должны быть достаточно непроницаемы для насекомых, а в идеале — непроницаемы также для пыли. В настоящее время различные фирмы изготавливают стальные ящики, которые удовлетворяют всем этим требованиям. Следует помнить, что непроницаемые для насекомых музейные ящики облегчают труд хранителя.

**6.2.3. Составление каталогов.** Способ составления каталога зависит от группы животных. В коллекциях высших позвоночных, состоящих обычно из небольшого числа экземпляров, принято заносить в каталог каждый экземпляр, давая ему отдельный номер. Эту процедуру, занимающую очень много времени, подвергли критике, и было предложено принять для позвоночных методы, используемые в энтомологии и малакологии (см. ниже). Все экземпляры, собранные в данной местности или районе либо собранные одной экспедицией, заносятся в каталог совокупно. Это значительно облегчает последующее отыскание данных о распределении и подготовку фаунистических анализов. Каталогизацию обычно проводят после того, как экземпляры определены по крайней мере до рода. Это позволяет дать справку о содержании коллекции спустя длительное время после того, как она была расформирована и разнесена по систематическим коллекциям или даже распределена по другим учреждениям.

По каждому экземпляру позвоночных животных в каталог обычно заносят следующие сведения:

- 1) порядковый музейный номер;
- 2) первоначальный полевой номер;
- 3) научное название (или по крайней мере родовое название);
- 4) пол;
- 5) точное место сбора;
- 6) дата сбора;
- 7) фамилия коллектора;
- 8) примечания.

В тех группах, где коллекции состоят из большого числа экземпляров, как, например, коллекции насекомых, в которые за год поступает нередко по 100 000 экземпляров, принято регистрировать поступления в каталоге партиями (каждая партия — это серия экземпляров, собранных в данной местности или районе). Каждой партии дают номер, под которым ее можно найти в дневниках коллектора или в других источниках информации о данной коллекции. Принято также отмечать, была ли данная партия получена в дар, куплена или приобретена в обмен; всегда указывают фамилию коллектора и дарителя.

Когда музеи и собранные в них коллекции были малы, хранители часто имели довольно тщательно разработанную систему картотек, позволяющую легко отыскать любые данные, например место сбора, фамилию коллектора и т. п. Однако ведение таких картотек требует так много времени, что от них отказались в большинстве музеев, основная цель которых — исследовательская работа, а не снабжение информацией. Хорошо организованная и надлежащим образом хранимая коллекция сама по себе служит справочным каталогом и позволяет быстро находить нужную информацию. В некоторых музеях сейчас проводят эксперименты с целью поместить все данные по каждому экземпляру на отдельную перфокарту. Изучение результатов этих пробных экспериментов покажет, осуществим ли этот план (Скуайрс, 1966). Существуют серьезные опасения, что подготовка таких перфокарт займет больше времени, чем позволит сберечь. Однако обработка данных на электронных машинах быстро совершенствуется и как систематики, так и хранители коллекций должны быть в курсе достижений в этой области.

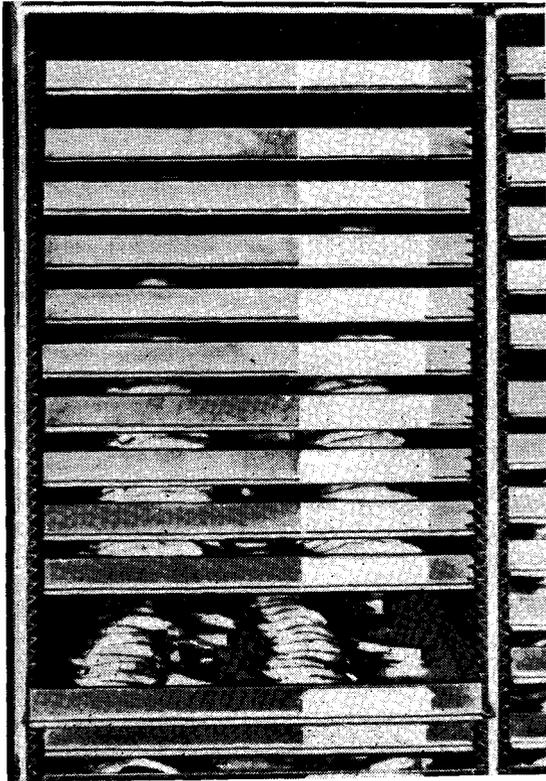
Ведение каталогов и картотек требует очень много времени, и его никогда не следует доводить до такого уровня, чтобы оно мешало работе с коллекциями. Однако вести каталог поступлений совершенно необходимо, поскольку при этом нередко удается зафиксировать дополнительные данные о местах сбора, которые нельзя в полном виде занести на этикетки музейных экземпляров.

**6.2.4. Расположение коллекции.** Коллекция должна быть расположена по возможности в соответствии с одной из общепринятых классификаций. Последовательность отрядов и семейств во многих классах животных разумно стандартизирована. Не определенный материал, если только его не предполагают обрабатывать как отдельную коллекцию, помещается вместе с тем семейством или родом, к которому он принадлежит (6.3). Содержимое лотков и ящиков должно быть четко указано снаружи. В коллекции птиц Американского музея естественной истории на этикетках лотков перечислены научные названия не только всех имеющихся видов и подвидов, но также названия видов и подвидов, которые пока в этой коллекции отсутствуют (с соответствующей пометкой, что они отсутствуют) (фиг. 21). Таким образом, названия на коллекционных ящиках и лотках образуют перечень всех известных видов и подвидов птиц. Конечно, такая система неприемлема для большинства групп, по которым коллекции слишком неполны. Для тех групп, где экземпляры имеют очень разные размеры (например, рыбы), при расположении коллекций в строго таксономическом порядке пропадает очень много места; в таких случаях самые крупные экземпляры можно хранить отдельно.

**6.2.5. Хранение типовых экземпляров.** Названия видов основываются на типовых экземплярах (13.48), которые, таким образом,

служат официальными эталонами и, будучи незаменимыми в буквальном смысле слова, должны храниться особенно тщательно. Всякий раз, когда возникают сомнения при опознавании номинального вида, разрешить их можно, только обратившись к типовому экземпляру.

Многие описания авторов-классиков в равной мере приложимы к нескольким родственным видам. В прежние времена энтомологи очень редко касались деталей строения гениталий или вообще не упоминали о них; между тем эти признаки теперь совершенно необходимы для целей диагностики в большинстве групп насекомых. Только обращение к типовому экземпляру может установить основания для классического названия. Хранитель обязан приложить все усилия, чтобы обеспечить сохранность этих незаменимых экземпляров. Типовые экземпляры принято хранить в больших



Фиг. 21. Способ хранения исследуемых экземпляров птиц на открытых лотках (коллекционный ящик Американского музея естественной истории).

коллекциях общественных или частных учреждений, которые могут обеспечить соответствующие условия для их хранения.

Проводя ревизию данного рода, специалист должен иметь возможность видеть все существующие типовые экземпляры. Если многие из них находятся в одном учреждении, он должен отправиться туда для их изучения. Экземпляры, разбросанные по разным учреждениям, он должен получить на некоторый срок по почте. В наше время хранители весьма охотно ссужают типовые экземпляры квалифицированным специалистам. Почтовые отправления теряются крайне редко, и если действительно возникнет необходимость заменить утерянный типовой экземпляр, можно описать неоптимально, что при определенных обстоятельствах допускается Кодексом (13.55). В идеале типы следует держать в отдельной коллекции, чтобы их было легко найти и чтобы их не использовали постоянно в общей научной коллекции. Они должны иметь этикетки особого цвета, чтобы ясно выделяться. Если они не были ранее внесены в каталог, их следует нумеровать особо, чтобы облегчить ссылки на них в литературе и их отыскание в коллекции. Поскольку многие типовые экземпляры представляют собой типовые экземпляры синонимов, следует иметь одну картотеку по родам и другую по видам, что позволит сберечь много времени при установлении местонахождения необходимого типового экземпляра. Неразумно включать в коллекции типовых экземпляров разного рода псевдотипы, т. е. экземпляры, которые не являются носителями названий, другими словами, не являются голотипами, лектотипами, неотипами или синтипамы (13.48).

Типы в коллекции рекомендуется располагать в алфавитном порядке по видовым названиям. Коллекция типовых экземпляров — это справочная коллекция (а не классификация); главным критерием при выборе той или иной системы следует считать ее удобство для справок. Принимая численные системы, обычно совершают слишком много ошибок, что делает их непрактичными.

В таксономии слабо изученных групп типовые экземпляры имеют столь важное значение, что, по мнению многих исследователей, с точки зрения этики никто не имеет права оставлять тип в частной коллекции, после того как его изучение закончено. Специалисты иногда дарят свои коллекции какому-либо общественному учреждению, но оставляют их у себя до конца своей активной исследовательской деятельности. Такая ситуация предусматривает обязательство высылать экземпляры во временное пользование другим специалистам.

**6.2.6. Обмен материалом.** В те дни, когда систематики рассматривали большую часть своих экземпляров как «дублиеты», обмены были очень популярны. Однако отбор материала для обмена и необходимые при этом записи требуют очень много времени; поэтому обмены, если не считать обменов между владельцами частных

коллекций, сейчас не столь популярны, как было прежде. Специалист, готовящий монографию по тому или иному роду или семейству, всегда может позаимствовать материал из других учреждений и вернуть его, после того как он закончит свои исследования. Особенно желательны обмены по группам, по которым можно собрать серии неограниченного объема и обмены экземплярами из областей, практически недоступных для соответствующих учреждений (например, межконтинентальные обмены). И напротив, нежелательны такие обмены, которые приводят к распылению биологически важных выборок из популяций. Иногда обмены необходимы для создания полных определительных коллекций. Наилучшая политика при обменах — это щедрость. Обычно нецелесообразно настаивать на обмене экземпляра на экземпляр, если не считать тех случаев, когда этого требуют интересы данного учреждения или другие особые соображения. Многие специалисты отдают излишки экземпляров из больших серий в порядке «открытого обмена», не ожидая какой-либо обязательной компенсации.

**6.2.7. Утраченный материал.** Плохо сохранившиеся или неправильно этикетированные экземпляры обычно не имеют ценности. Без них коллекции только бы выиграли. Однако их наличие в коллекции — значительно меньшая обуза, чем если бы хранителю пришлось заняться их выявлением и изъятием: по каждому экземпляру он должен убедиться, что это не типовой экземпляр, не имеющий этикетки, и не экземпляр, который в чем-то уникален или представляет историческую ценность. Наиболее эффективный метод изъятия из коллекций бесполезных экземпляров — это просить специалистов отбирать такие экземпляры, когда они исследуют материал в связи с ревизией той или иной группы.

**6.2.8. Заимствование.** Обычно хранители очень охотно одалживают экземпляры квалифицированным специалистам. Та аксиома, что систематические коллекции — собственность науки в целом, а не отдельного учреждения или хранителя, находит все более широкое признание. Однако передача материала во временное пользование связана с известными расходами. Поэтому в сметы расходов в настоящее время часто включают статью, предусматривающую не только почтовые расходы, но также оплату работы по отбору экземпляров, их регистрации и упаковке для пересылки. Хранитель, будучи в основном научным работником, должен передать эти обязанности другим работникам.

Получая материал во временное пользование, человек принимает на себя вполне понятные обязательства. Просьба о присылке взаймы экземпляров должна быть сформулирована как можно точнее; следует указать, для чего именно требуется данный материал и на какое время. Естественно, что начинающему систематику придется обратиться для этого к своему учреждению, к хорошо известному коллеге или руководителю.

Если специалист согласился определить какую-то коллекцию при условии, что он получит некоторые экземпляры, он должен удостовериться, что условия соглашения хорошо поняты, и послать владельцу список экземпляров, которые он оставил у себя. Все типовые и уникальные экземпляры в таких случаях следует возвращать основному владельцу. Если речь идет об анатомическом материале, естественно, что при вскрытии (для которого и были собраны экземпляры) он будет частично или полностью поврежден. Заимствующий в этом случае обязан сделать и сохранить зарисовки вскрытия. Чтобы избежать постоянных заимствований, некоторые учреждения иногда передают свои коллекции другим учреждениям (временно или навсегда). Например, расположенный вдали от моря музей, имеющий небольшую коллекцию морских беспозвоночных, которая не используется для экспозиции или для обучения, может передать ее какому-либо большому музею, где активно занимаются исследованиями морской фауны. Однако следует иметь в виду, что чрезмерная концентрация таксономических коллекций может не только создать монополию, но и таит в себе серьезную опасность: когда очень большой и незаменимый материал собран в одном учреждении, то возникает риск, что в случае какой-либо катастрофы он погибнет весь сразу. Поэтому в большинстве случаев наилучшее решение состоит в том, чтобы давать материал взаймы на долгий срок ведущим специалистам.

### **6.3. Определение**

Под словом «определение» обычно понимают ряд весьма различных видов деятельности. Все они связаны с определением ранее не определенного материала, но для совершенно различных целей. Здесь они будут обсуждаться раздельно (см. также 1.2 и 4.3.1).

**6.3.1. Сортировка коллекций.** Весь материал, собранный во время поездок и экспедиций, должен быть рассортирован и по крайней мере предварительно определен, прежде чем его можно будет включить в состав коллекции. Первая предварительная сортировка только что собранного материала часто проводится в поле. Энтомолог нередко помещает экземпляры разных видов от разных хозяев в отдельные коробки или сосуды. Коллекции, собираемые океанографической экспедицией, часто тотчас же вчерне сортируются, что отчасти связано с разными методами фиксации разных животных. После того как экземпляры надлежащим образом зафиксированы и этикетированы, обычно практикуется разделение неисследованного материала по отрядам и, если это возможно, по семействам или даже по родам; в таком виде материал становится доступным для специалиста, который производит точное определение. Даже предварительное определение требует умения и опыта.

Если речь идет о больших коллекциях, целесообразно учредить специальный отдел сортировки. В Смитсоновском институте в Вашингтоне имеется океанографический сортировочный центр (Oceanographic Sorting Center — SOSC), в обязанности которого входит предварительная сортировка материала, собираемого Индоокеанской экспедицией и другими океанографическими экспедициями. Определенный до семейства или до рода материал рассылается по всему миру специалистам, которые взяли его изучать.

Сортировка только что полученных коллекций в значительной мере зависит от характера материала (личинки или взрослые, микроскопического размера или нет) и от степени разработанности таксономии данной группы для данной области. У птиц, например, определение до вида практически никогда не составляет проблемы, хотя определение подвидов может оказаться затруднительным. В менее изученных группах, которые в последнее время не подвергались ревизии и по которым нет ключей или руководств, точное определение бывает возможным только до уровня семейства или в лучшем случае — до рода.

Линней полагал, что каждому зоологу должны быть известны все роды (ему было известно только 312 родов животных). Памятуя об этом, в эпоху, когда коллекции и число описанных видов были еще малы, систематики пытались определить каждый экземпляр, даже если он принадлежал к группам, которыми они специально не занимались. Теперь все поняли, что такой подход крайне неэкономичен. В современном зоологическом музее при сортировке новых поступлений их определяют лишь до такого уровня (отряда или семейства), чтобы их можно было передать специалисту. Систематику гораздо рациональнее и важнее посвятить свое время подготовке новых монографий и ключей, чем пытаться определять до вида представителей групп, с которыми он не знаком.

К сожалению, определения, выполненные неспециалистами, часто бывают ошибочны. Большинство крупных коллекций содержит многочисленные примеры неверных определений. Нередко бывает, что первый экземпляр в некоторой серии определен вполне достоверно, но впоследствии к нему добавляли другие экземпляры без критического анализа и без этикеток, составленных специалистами. Такие ошибочные определения причиняют больше неприятностей, чем материал, просто остающийся без определения до тех пор, пока им не сможет заняться специалист.

**6.3.2. Этикетки с определением.** Рано или поздно весь материал в коллекциях просматривается квалифицированным систематиком или специалистом по данной группе, который в состоянии определить его до вида. При этом каждый экземпляр или каждая серия должны получить этикетку. На этикетке с определением должны быть указаны научное (родовое и видовое) название, имя автора, а также фамилия производящего определение и год, когда

оно было произведено. По этим данным устанавливается аутентичность определения каждого экземпляра, и они позволяют впоследствии в любое время легко оценить надежность этого определения в свете тех достижений в изучении группы, которые могли произойти за это время. В коллекциях птиц и млекопитающих названия на этикетках обычно пишут карандашом, с тем чтобы их можно было легко заменить, если произойдут изменения в номенклатуре.

**6.3.3. Определение отдельных экземпляров.** Таксономиста часто просят определить отдельный экземпляр или вид. Если такое определение имеет важное значение для какого-то исследования в области прикладной биологии или экспериментальной зоологии, таксономист охотно сделает все возможное, чтобы определить вид, на котором основано это исследование. Однако следует помнить, что работа таксономиста состоит вовсе не в том, чтобы заниматься повседневным определением экологических коллекций или археологического материала. Такая работа входит в обязанности эколога или археолога, которому нужно, чтобы этот материал был определен.

**6.3.4. Процесс определения.** Даже начинающий, приступая к определению какого-то экземпляра, часто может сразу сказать, что это птица, паук, кобылка или бабочка. Он может немедленно обратиться к специальным ключам (определятельным таблицам) и руководствам по этим группам животных. Однако в общем начинающий всегда может встретиться с затруднениями, если только он не имеет дела с самыми обычными животными. В случае сомнений в том, к какому отряду принадлежит данное животное, он должен прибегнуть к простым ключам, приводимым в учебниках и руководствах по общей зоологии. Но даже и хорошо подготовленный исследователь может встретить необычный вид, неполовозрелые или экзотические формы, которые он не сможет сразу отнести к соответствующему семейству или отряду. Правда, по большинству групп имеются современные работы, в которых даны ключи для семейств и подсемейств и которые очень помогают на этой стадии определения.

Хорошим элементарным руководством по основным группам животных может служить книга Драйвера „Name That Animal“ («Назови это животное») (1950). В ней, помимо общих ключей, дана библиография наиболее важных работ по каждой группе животных. Например, в числе общих работ по насекомым дается ссылка на книгу Брюса, Меландера и Карпентера (1954), а в ней в свою очередь даются ключи для отрядов, семейств и подсемейств насекомых и упоминаются наиболее важные монографии по каждой группе. В отношении пресноводных животных Северной Америки следует обратиться к работам Пеннака (1953) или Эдмондсона (1959); в отношении морских животных — к работам Лайта

(1954) для Тихого океана и Смита (1964) для Атлантики. Существует также несколько серий очень полезных полевых определителей (например, Nature Field Books, Peterson Field Guide, Pictured Key Nature Series, Nature Guides Series и Golden Field Guides). Среди других полезных публикаций следует назвать книги Пратта (1935, беспозвоночные), Бейкера (1958, клещи), Бишопа (1952, хвостатые амфибии), Стеббинса (1954, рептилии и амфибии), Райта и Райта (1949, лягушки), Смита (1946, ящерицы), Райта и Райта (1957, змеи).

Имеется ряд работ по животным определенных областей, например Парка, Эли и Шелфорда (1939) — по району Чикаго, или Эдди и Ходсона (1955) по некоторым из центральных штатов. Существует прекрасный обзор таксономических работ, касающихся Британских островов (Смарт, 1953). По другим областям Европы можно рекомендовать книги Даля (1925 и след.) по животному миру Германии, многотомное издание „Faune de France“ (1921—1950 и след.), книги Гримпе и Ваглера (1925 и след.) по животному миру Северного и Балтийского морей<sup>1</sup>. К сожалению, исчерпывающих библиографий региональных таксономических работ по США не существует.

Определение значительно усложняется, если нет соответствующих ключей и руководств; в таких случаях начинающему браться за это не рекомендуется. Если имеется монография или специальная ревизия последних данных (о том, как найти такую литературу, см. ниже), экземпляр проводят по ключам; проверяют описания подходящих видов, признак за признаком; экземпляр сравнивают с каждой имеющейся иллюстрацией; проверяют описание географического распространения. Если по всем этим пунктам получаются положительные результаты, предварительное определение считается выполненным; после этого объект надлежит сравнить с аутентичными экземплярами, а также удостовериться, что позже не были описаны еще какие-либо родственные виды. Относительно дальнейших деталей на этих этапах см. следующие разделы. Если же нет не только определительных таблиц, но даже современной монографии или ревизии, никто, кроме специалиста, не должен пытаться проводить определение. Но и специалист не станет тратить время на определение единичных экземпляров, кроме как в исключительных случаях (6.3.3).

#### **6.4. Материал для работы над ревизиями или монографиями**

Основное занятие таксономиста, за исключением, возможно, специалиста по хорошо известным группам животных, — это под-

<sup>1</sup> Для территории Советского Союза наибольшую ценность представляет многотомное издание «Фауна СССР». — *Прим. ред.*

готовка ревизий. Начальная фаза этого процесса — установление того, какие виды должны быть классифицированы, — в некоторых отношениях сходна с процессом определения, но несколько отлична по своей сути. Детали этой процедуры описаны в гл. 9 и 10.

Однако прежде чем начать работу, непосредственно относящуюся к ревизии, таксономист должен собрать необходимые экземпляры и литературу. Предположим, он хочет провести ревизию некоторой трибы жуков Южной Америки. После предварительного осмотра имеющегося в его собственной коллекции материала он должен списаться с крупными музеями, имеющими в своих коллекциях Coleoptera из Южной Америки, и попросить их одолжить этот материал. В процессе такой переписки может обнаружиться, что какой-то другой таксономист тоже начал ревизию этой группы; в таком случае ему следует договориться с этим специалистом, как разделить задачу. Если в каких-либо музеях имеются обширные коллекции, богатые типовыми экземплярами, то лучше поехать работать в такие музеи, чем просить одолжить материал на время.

Отыскать нужную литературу обычно гораздо труднее, чем найти подходящий материал (Боттл и Вайат, 1966). Зоолог может начать с некоторых общих зоологических библиографий, таких, как Смита и Пайнтера (1967), а также использовать различные ежегодные библиографии и реферативные издания (см. ниже).

Если новой монографии или ревизии не существует, следует воспользоваться самым последним каталогом по данной группе. Каталог (11А.9) содержит ссылки на литературу, где описаны все виды, известные ко времени его составления. Некоторые каталоги содержат даже больше сведений, например полные библиографии по каждому роду и виду, списки синонимов и данные о географическом распространении. Хороший каталог значительно облегчает проведение таксономических исследований, поскольку в нем сведены наиболее значительные из опубликованных работ по данной группе.

**6.4.1. Наведение справок в текущей библиографии.** Каталоги неизбежно устаревают вскоре после их опубликования. Этот недостаток отчасти компенсируется выпуском дополнений. Тем не менее нередко самый последний каталог имеет двадцатилетнюю давность. По некоторым из основных отрядов насекомых последний общий каталог был составлен в 1900 г., а некоторые группы вообще никогда не каталогизировались в мировом масштабе.

К счастью, существует замечательная очень полная библиография по зоологической систематике — крупнейшее справочное издание, которое называется «Zoological Record» и совершенно необходимо для таксономической работы. «Zoological Record» выходит ежегодно начиная с 1864 г. В нем приводится каждое новое научное название с указанием места его опубликования и типовой местности. Названия расположены в алфавитном порядке по семей-

ствам, а семейства и высшие группы располагаются в систематическом порядке. Текущие номера поступают в продажу или высылаются по подписке.

«Zoological Record» публикуется Лондонским зоологическим обществом (Zoological Society of London) в сотрудничестве с Британским музеем. Ежегодно публикуются и могут быть приобретены порознь или в виде общего тома следующие 20 выпусков «Zoological Record»: 1) Общая зоология; 2) Protozoa; 3) Porifera; 4) Coelenterata; 5) Echinodermata; 6) Vermes; 7) Brachiopoda; 8) Bryozoa; 9) Mollusca; 10) Crustacea; 11) Trilobita; 12) Arachnida<sup>1</sup> и Myriapoda; 13) Insecta; 14) Protochordata<sup>2</sup>; 15) Pisces; 16) Amphibia; 17) Reptilia; 18) Aves; 19) Mammalia; 20) Список новых родовых и подродовых названий. Экземпляры этих изданий можно выписать из Лондонского зоологического общества. Наиболее обычный метод использования «Zoological Record» — это начинать с последнего тома и двигаться назад вплоть до года выхода самого первого каталога или ревизии. Интересующий специалиста род или другую группу можно найти в оглавлении выпуска, посвященного соответствующему классу животных. В «Zoological Record» приводятся новые названия, синонимы, данные по распространению, а в некоторых случаях даже ссылки на биологические работы. Если ссылка не ясна вследствие ее краткости или если важно знать точно название публикации, необходимую справку можно получить, обратившись к библиографии работ, расположенных по авторам в начале данного выпуска. Для специальных целей имеется тщательно разработанный предметный указатель.

По некоторым группам животных никогда не составлялось ни каталогов, ни монографий; это относится, в частности, к некоторым группам насекомых. В таких случаях необходимо смотреть весь «Zoological Record» вплоть до т. I (1864).

Наилучшие ежегодные обзоры таксономической литературы, опубликованные до 1864 г., можно найти в «Berichte über die wissenschaftlichen Leistungen» в различных областях зоологии, включая энтомологию и гельминтологию, которые публиковались в «Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte» (Берлин, 1835 и последующие годы). Кроме того, важными библиографическими справочниками, помогающими охватить этот ранний период в зоологии, служат работы Энгельмана (1846), Агассица и Стрикленда (1848) и каталог научных статей, публиковавшихся Королевским обществом (1800—1863). В «Index Animalium» Шерборна (1758—1800, 1801—1850) дан полный список родовых и видовых названий, предложенных до 1850 г., а в «Nomenclator Zoologicus» Нива

<sup>1</sup> К Arachnida присоединяются Merostomata, Pantopoda, Pentastomida, Tardigrada, Myriapoda и Onychophora.

<sup>2</sup> Protochordata вместе с Pogonophora, Enteropneusta, Graptolithina, Pterobranchia и Phoronidea.

(1939—1940, 1950, 1966) перечисляются все родовые названия за период с 1758 по 1955 г.

«Zoological Record» всегда отстает на год или на два, поэтому новейшую литературу следует искать в других библиографиях. Важным источником сведений о последней литературе служат «Biological Abstracts» (с 1926 г. по настоящее время). Раздел по зоологической систематике содержит рефераты таксономических работ и потому служит ценным источником информации о работах, которые в данный момент нельзя достать где-либо в другом месте. Однако, поскольку в «Biological Abstracts» систематика освещается очень неполно, это издание не может заменить «Zoological Record». Существуют важные реферативные журналы, которые следует использовать для справок. Особенно важны «Berichte über die gesamte Biologie», Abt. A., «Berichte über die wissenschaftliche Biologie» (с 1926 г. до настоящего времени) и «Bulletin signalétique», 16, Biologie et Physiologie, Animaux (1962). Кроме того, совершенно неocenены обзоры систематической литературы Гюнтера (1956—1962)<sup>1</sup>.

Существуют многочисленные библиографии, касающиеся зоологии в целом, зоологии позвоночных (Вуд, 1931) или отдельных групп, таких, как птицы, рыбы и т. д. Тем, кто занимается систематикой, рекомендуется самим ознакомиться с библиографическими пособиями, существующими в его области.

**6.4.2. Номинальные виды и зоологические виды.** Не все названия, имеющиеся в литературе («номинальные виды»), действительно представляют разные зоологические виды. Во многих случаях в качестве отдельных видов были ошибочно описаны разного рода индивидуальные варианты. В гл. 8 и 9 даются инструкции о том, как определить, какие названия относятся к хорошим видам, а какие — к внутривидовым фенонам.

Не меньшие трудности возникают в тех случаях, когда сходные (или даже не очень сходные) виды выступают под одним и тем же названием. Правильное выделение хороших зоологических видов в группе, подлежащей ревизии, составляет наиболее важный основной этап таксономического исследования. При этом приходится обращаться к первым (оригинальным) описаниям (или исправленным переописаниям), исследовать аутентичные экземпляры и при подготовке любой солидной ревизии и монографии изучать подлинные типовые экземпляры.

**6.4.3. Первое (оригинальное) описание.** Хотя дополнительная литература часто бывает очень полезна, всегда следует обращаться к оригинальным или более поздним авторитетным описаниям.

---

<sup>1</sup> Достаточно полную информацию о текущей советской и иностранной литературе дает реферативный журнал «Биология», издаваемый Всесоюзным институтом научной и технической информации. — *Прим. ред.*

В противном случае может оказаться, что данный вид в последующей литературе был определен неверно. Оригинальные описания отыскивают с помощью каталогов, монографий, „Zoological Record“ или других библиографических источников, которые перечислялись выше.

Найти экземпляры изданий с оригинальными описаниями может оказаться затруднительным. Даже крупнейшие библиотеки не полны, а средняя университетская библиотека тем более. Хотя таксономические статьи выходят в основном примерно на шести языках, практически они публикуются во всех странах. Это сильно затрудняет дело для библиотек с ограниченным бюджетом. Положение осложняется еще и тем, что закон приоритета создает повышенный спрос на ранние работы. Ни одна таксономическая работа, опубликованная после 1758 г., не может «устареть», если она содержит новые названия, а так как тиражи обычно ограничены, часть экземпляров со временем утрачивается и по разным другим причинам экземпляров оказывается недостаточно, чтобы обеспечить все биологические библиотеки. Специалисты все чаще делают фотокопии тех страниц периодических изданий, к которым им приходится часто обращаться. До тех пор пока это не принимает коммерческих масштабов, можно считать, что авторское право не нарушается (но см. Science, vol. 152, pp. 291—292).

Поиски оригинального описания часто оказываются нелегким делом. Полезно и даже необходимо при таких поисках хорошо знать и полностью использовать все доступные местные научные библиотеки, обратиться к Union List of Serials, чтобы отыскать публикации в других библиотеках для межбиблиотечного обмена, широко использовать микрофильмы и другие способы копирования, а также собирать оттки, покупая их или обмениваясь с другими исследователями, и ксерокопии.

Описания составляют основу систематики, ибо только печатное слово вечно. Типовые экземпляры могут быть утрачены, а связаться с автором оригинального описания, чтобы получить сведения о «его» виде, могут лишь его современники.

Оригинальное описание следует прочитать несколько раз; сперва — чтобы получить общее впечатление или мысленное представление о реальном экземпляре, который имел перед собой автор описания; затем — чтобы выделить и сопоставить с признаками исследуемых экземпляров отдельные признаки, которые автор оригинального описания или последующие авторы считали важными. Наконец, следует проверить все сравнительные заметки автора оригинального описания. Во многих случаях сравнительные признаки оказываются наиболее полезными при определении.

Оригинальные описания при общем определении служат обычно последней судебной инстанцией. Однако многие из них совершенно неадекватны, особенно опубликованные до 1800 г. Ценность опи-

сания прямо пропорциональна здравости суждений автора, его способности отобрать важные признаки и описать их словесно, а также объему и характеру материала, имевшегося в его распоряжении во время описания. Поэтому описания, данные в полных и солидных монографиях последнего времени, обычно более ценны, чем первоначальные описания.

Иллюстрации часто не менее, если не более ценны, чем оригинальные описания, особенно если возникают языковые затруднения. Многие работы, посвященные популярным группам, таким, как птицы или бабочки, снабжены цветными иллюстрациями. Такие работы часто очень помогают быстрому определению экземпляров. Однако цветные иллюстрации не всегда хорошо воспроизводятся, и, если на них слишком полагаться, можно легко впасть в ошибку.

Если оригинальное описание сопровождается рисунком, то иногда возникают трудности в связи с тем, что признаки на рисунке и в описании противоречат друг другу. Иногда в таких случаях можно доказать, что художник не имел перед собой типового экземпляра и использовал в качестве натуры другой экземпляр, предполагая, что он соответствует типовому. Такие противоречия нередко встречаются в работах ранних авторов.

**6.4.4. Сравнение с аутентично определенными экземплярами.** Иногда оказывается невозможным удовлетворительно провести определение, пользуясь только литературой. Такая ситуация возникает, если группе не уделяли внимания и описания скудны. Даже в идеальных условиях определение сильно облегчается, когда есть возможность сравнить определяемый экземпляр с «аутентичным материалом», т. е. с материалом, который определял специалист и предпочтительно сравнивал его с голотипом. Паратипы при определении не всегда достаточны, поскольку серии синтипов иногда состоят из нескольких видов.

Сравнение экземпляров — технически очень сложная задача, требующая основательной подготовки и хорошего знания данной конкретной группы. По этой причине предварительное определение, произведенное путем прямого сравнения с аутентичными коллекциями без предшествующего изучения литературы и существенных признаков группы, часто не имеет никакой ценности.

Справочные коллекции часто собирают со специальной целью облегчить определение. В таких случаях сравнение производят с любой имеющейся серией экземпляров и приходится решать, укладывается ли рассматриваемый экземпляр в возможные пределы изменчивости данного вида.

Следует избегать того, чтобы полагаться исключительно на сравнение с предположительно аутентичными экземплярами. Может случиться, что даже «авторитетные» коллекции содержат неверно определенные экземпляры или недостаточно полны. В таких слу-

чаях поспешное сравнение, без прохождения других стадий определения, может привести к ошибочным заключениям.

**6.4.5. Сравнение с типовым экземпляром.** Типовые экземпляры — наиболее аутентичные из всех, но они представляют слишком большую ценность, чтобы использовать их для повседневных определений. В идеале, при проведении монографического исследования группы все типовые экземпляры должны быть изучены заново. К этому времени существенные признаки обычно известны и могут быть проверены с использованием тех же методов и той же интерпретации признаков, какие применяются в отношении остального материала.

При работе с подвидами не всегда бывает необходимо иметь для сравнения типовые экземпляры (если не возникает сомнений в правильности определения вида). С другой стороны, желательно иметь серию экземпляров из типовой местности («топотипы»), чтобы получить информацию о признаках и изменчивости подвида.

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

Биологическая классификация сводится к объединению в группы организмов, которые сходны вследствие общности их происхождения. Таким образом, одна из основных операций в таксономии состоит в том, чтобы выявить это особого рода сходство. Процедура эта, как показывает история таксономии, связана с рядом затруднений и носит весьма спорный характер (10.1). Опытный таксономист сравнивает два сорта организмов и на основании одного лишь осмотра обобщает большое количество характерных признаков в «величину сходства». Его суждение основано на многолетнем опыте анализа, сравнения и взвешивания так называемых таксономических признаков.

### **7.1. Природа таксономических признаков**

*Определение. Таксономический признак — это любая особенность члена какого-либо таксона, по которой он отличается или может отличаться от члена другого таксона.*

В этом определении имеется ряд важных моментов. Особенность, по которой члены двух таксонов сходны друг с другом, но по которой они отличаются от членов третьего таксона, есть таксономический признак (утверждение, справедливое для признаков всех высших таксонов). Определить таксономический признак как «любую особенность данного организма» было бы неверно. Черты, по которым индивидуумы одной и той же популяции отличаются друг от друга (половые различия или различия между возрастными группами), не являются таксономическими признаками. Однако если популяции (таксоны) отличаются друг от друга по наличию или отсутствию полового диморфизма, или по личиночным признакам, или по любым другим половым или возрастным особенностям, то такое различие становится таксономическим признаком. Таксономические признаки — это популяционные характеристики. Сравнение популяций и таксонов — стандартный метод изучения таксономических признаков, и любая особенность расценивается

как таксономический признак, если при таком сравнении выявляется различие по этой особенности.

«Таксономический признак» означает фактическое или потенциальное таксономическое различие, такое, как «глаза красные» или «глаза белые». Определение таксономического признака как признака, по которому таксон *A* отличается от таксона *B*, было общепринято в таксономической литературе на протяжении последних 200 лет. «Машинные» таксономисты, вероятно, не будучи достаточно знакомы с приведенным выше определением, предложили изменить эту терминологию. Они обычно называют «глаза» *признаком* (character), а «красные» или «белые» *состояниями признака* (character states). Однако «красные глаза», «шиповатые ноги» и т. д. — это то, что в литературе всегда называют таксономическими признаками, а *черта* (feature) (глаза, ноги и т. д.) — это то, что обнаруживает такую таксономическую изменчивость и для чего нужно найти новый термин. Если мы изменим применение термина *признак*, отказавшись от его традиционного употребления и придав ему новый оттенок, этот неминусом внесет путаницу.

Таксономические признаки несут двойную функцию:

1. Они имеют диагностический аспект, однозначно определяя данный таксон; особое внимание отличительным свойствам таксонов уделяется на уровне низших категорий.
2. Они выступают в качестве показателей родства; в этом отношении они особенно полезны при изучении высших таксонов.

Не каждая зоологическая работа касается таксономических признаков. В работах, связанных с лабораторными животными, такими, как *Canis lupus*, *Macaca rhesus*, *Rattus norvegicus*, *Mus musculus*, *Drosophila melanogaster* или *Tribolium confusum*, рассматриваются общебиологические явления, такие, как поведение генов, химия ферментов, физиология мышечного сокращения или природа обучения. В большинстве случаев результаты таких исследований имеют широкое приложение. Их можно отнести ко всем млекопитающим, ко всем наземным теплокровным позвоночным, ко всем многоклеточным или ко всему живому. Литература, посвященная исследованиям такого рода, представляет таксономический интерес лишь в той мере, в какой сравнение разных таксонов позволяет выявить различия между ними. Но даже если исключить такого рода литературу, то ежегодно публикуется по меньшей мере 20 000, а вероятнее даже около 50 000 статей, которые содержат хоть какие-то данные о таксономических признаках, причем в некоторой части этих статей таксономические признаки рассматриваются более подробно. В данной главе мы вынуждены ограничиться лишь самым общим очерком по этой важной теме. В гл. III—V книги «Зоологический вид и эволюция» (Майр, 1963) рассматриваются некоторые типы таксономических признаков,

в частности такие признаки, как изолирующие механизмы и различия в использовании ниш, которые делают возможной симпатричность близкородственных видов.

## 7.2. Признаки и классификация

Практика таксономии показывает, что не все таксономические признаки одинаково полезны. Одни из них служат мощными показателями родства, а другие — нет. Полезность признака зависит от его *информационного содержания*, т. е. от его корреляции с естественным группированием таксонов, обусловленным эволюцией. Таксономист намеренно или бессознательно придает каждому признаку определенный *вес* в соответствии с его «ценностью», т. е. в соответствии с его способностью выявлять родство. Проблема взвешивания рассматривается более подробно в гл. 10 (10.4).

В последние годы обсуждалось, определять ли таксономические признаки в терминах фенотипа или же лежащей в основе признаков генетической программы. Некоторые авторы чувствовали, что последнее было бы «более научно». Однако правомерность такого утверждения вызывает серьезные сомнения. У высших организмов путь от гена до фенотипа долог, и гипотеза «один ген — один признак» в настоящее время совершенно дискредитирована. То, с чем имеет дело таксономист, т. е. рассматриваемые им таксономические признаки, это компоненты фенотипа, почти всегда имеющие чрезвычайно сложную генетическую основу. Генотип большинства таксономических признаков в настоящее время недоступен для точного генетического анализа и, вероятно, будет оставаться недоступным еще долгое время. Вместе с тем в ряде современных исследований генетически контролируемого ферментного внутрипопуляционного полиморфизма показано, что генотипическая изменчивость в значительной своей части никак не может служить источником таксономических признаков. Таким образом, очевидно, что непосредственное исследование генетической основы таксономических признаков либо невозможно технически, либо не очень полезно.

К сожалению, столь же невозможно извлечь необходимую информацию непосредственно из фенотипа. Опасность некритического использования фенотипа особенно хорошо иллюстрируется на примере размеров животных: вид, особи которого имеют крупные размеры, может отличаться от вида, особи которого имеют мелкие размеры, по любому измеримому признаку, т. е. буквально по нескольким тысячам фенотипических признаков. При этом, однако, почти все эти признаки избыточны, т. е. не дают никакой дополнительной информации, поскольку различия в размерах могут быть обусловлены одним-единственным генотипическим фактором. В ли-

тературе можно найти множество примеров, когда такая избыточность не была устранена при регистрации фенотипических признаков, что приводило к абсурдной классификации. Одна-единственная адаптация (использование крыльев при нырянии или раскалывание семян у птиц; см. ниже) может привести к довольно внушительному ряду изменений в фенотипе в целом, большая часть которых избыточна поскольку это касается информации о родстве (см. также 10.4.3).

До тех пор пока таксономист не имеет правильного представления о ценности различных признаков, он должен рассматривать множество признаков и искать компромисс между использованием слишком большого и слишком малого их числа. Рассмотрение слишком многих признаков неэкономично, поскольку это требует слишком много времени; оно приводит к избыточности, поскольку исследования разных комплексов признаков часто приводят по существу к одному и тому же ответу. Придание равных весов многим признакам иногда вводит в заблуждение, поскольку при этом могут оказаться завуалированными эффекты частных адаптаций, параллелизма и конвергенции. Рекомендации относительно таксономического взвешивания отдельных признаков см. 10.2.3.

*Ненадежные признаки.* Каждому специалисту известны признаки, которые в его группе «ненадежны», т. е. служат плохими показателями родства; о таких признаках говорят, что они имеют малый вес (10.4.3). В эту категорию входят все признаки, подверженные большой изменчивости. Так, характер ветвления артерий позвоночных может быть различен не только у разных особей одной и той же популяции, но даже в левой и правой частях тела; поэтому различия в характере расположения артерий далеко не так полезны для классификации, как полагали некоторые авторы. Жилкование крыла дает важные признаки при классификации насекомых. Однако Сотавалта (1964) показал, что изменчивость этого признака у бабочек-медведиц (*Arctiinae*) значительно больше, чем считалось, и что традиционная система родов этого семейства, основанная на жилковании крыла, нуждается в полной ревизии. Дальнейшее обсуждение изменчивости признаков см. 10.4.3.

Таксономический вес любого рода регрессивного признака обычно невелик. Таксоны, основанные на таких признаках, как отсутствие глаз, крыльев, пальцев или других придатков или же каких-то определенных зубов и т. п., часто неестественны (10.4.3).

Чтобы избавиться от ненадежных единичных признаков, таксономисты в последние годы искали какой-то «всеобъемлющий признак» (*overall character*), который мог бы служить достаточным показателем таксономического положения таксона. По мнению фенетиков, таким показателем могло быть фенетическое расстояние (10.2): по мнению серологов — характер взаимодействия белков,

а в самое последнее время на эту роль претендует гомология первичных структур ДНК (7.4.9). Все эти критерии полезны, но поскольку все они в каких-то случаях (иногда довольно часто) оказываются непригодными, их нельзя рассматривать как желанную панацею.

*Двойственная функция признаков при классификации и определении.* В различных таксономических операциях признаки выполняют различные функции (гл. 4). В аналитической фазе их используют для определения единиц классификации (видов или других низших таксонов), а в синтетической фазе — для правильного разграничения высших таксонов и распределения их по рангам. Те же признаки (обычно лишь небольшое число избранных признаков) используют при совершенно иной операции, а именно при определении.

*Ключевые признаки* — это признаки, которые легко заметить, которые отличаются малой изменчивостью, хорошо сохраняются при фиксации материала и могут служить удобными этикетками для таксонов, различаемых в процессе классификации. Многие таксономические признаки, например химические, хромосомные, физиологические и поведенческие, весьма ценны для целей классификации, но могут при этом быть малоприспособными или даже бесполезными при определении, потому что их трудно выявлять на фиксированном материале или потому, что их оценка требует сложных методов. Обсуждение признаков, наиболее полезных для определительных ключей, содержится в гл. 11.

### **7.3. Таксономические признаки и адаптация**

Прежде таксономисты были склонны рассматривать признаки так, как если бы признаки были специально созданы для их удобства. Сейчас мы понимаем, что, будучи фенотипическим проявлением генотипа, таксономические признаки представляют собой продукт длительного естественного отбора.

*Природа адаптации.* Таксономическая ценность признака в значительной степени зависит от природы его адаптивного значения. Нижеследующие замечания могут оказаться полезными для тех, кто производит такого рода оценку (более подробно см. гл. 10):

1. *Адаптация к общим условиям среды.* Какой-либо адаптивный признак может быть очень широко распространен, однако специфическая форма, в которой он выражен, может иметь большое таксономическое значение. Например, у пелагических личинок большинства морских беспозвоночных имеются реснитчатые пояски, однако конкретная конфигурация поясков характерна для классов, а иногда даже для типов. Все пелагические организмы обладают теми или иными приспособлениями, обеспечивающими пла-

вучесть, однако конкретный способ, которым обеспечивается плавуемость, специфичен для каждого таксона. Пигменты, яды и другие химические компоненты организма могут в результате конвергенции оказаться сходными по своему внешнему виду или действию, однако при достаточно тщательном анализе почти всегда выявляется высокоспецифичная корреляция с таксономическими группами.

2. *Частные адаптации.* Адаптации к частным нишам, хотя они обычно очень ярко выражены, не имеют большого таксономического значения. Типичными примерами могут служить адаптации к субстрату, такие, как белая окраска арктических млекопитающих и птиц, песочная окраска животных пустыни, яркая окраска тропических птиц, живущих на вершинах деревьев, предупреждающая окраска и разные типы мюллеровской мимикрии.

Приуроченность к той или иной пищевой нише и связанные с этим адаптации имеют особенно низкую таксономическую ценность. Например, близкородственные виды птиц могут весьма сильно различаться по морфологии клюва, а рыбы сем. Cichlidae — по строению зубов в зависимости от различий в занимаемых нишах (10.4.2 и 10.4.3).

3. *Изолирующие механизмы.* Всякий видоспецифичный признак, играющий роль изолирующего механизма, может усилиться естественным отбором и стать чрезвычайно заметным. В случае птиц это особенно справедливо для видов, не образующих пар (Майр, 1942; Сайбли, 1957). Однако такие признаки имеют малую ценность при классификации на уровне рода и выше.

4. *Конкурентная дивергенция признака.* Некоторые различия, особенно в использовании ниш, между близкородственными симпатрическими видами являются следствием *конкурентного исключения* (competitive exclusion); Майр, 1963, гл. IV). Процесс, который Браун и Уилсон (1956) назвали *смещением признака* (character displacement), может привести к более сильной морфологической дивергенции между такими видами, чем следовало бы ожидать на основании степени их родства.

Кроме того, всегда имеется некоторое число таксономических признаков, функциональное, а следовательно, и селективное значение которых неясно. Для того чтобы установить, имеют ли подобные признаки какое-то еще неизвестное значение или же представляют собой случайные фенотипические побочные продукты сложившегося в процессе отбора генотипа, необходимы дальнейшие исследования. Соотношение адаптивной и таксономической ценности признака в целом можно выразить следующим образом: узкоадаптивные признаки обычно не дают столько информации о родстве, как признаки, выражение которых обусловлено общей конституцией генотипа, формировавшегося отбором на протяжении тысяч и миллионов поколений.

## 7.4. Типы признаков

Почти каждая характеристика организма может быть использована в качестве таксономического признака, если она отлична от той же характеристики у членов другого таксона. Однако надлежащая классификационная работа возможна только в том случае, если исследователь располагает адекватным материалом одновременно по многим видам для сравнения. Таковую возможность обеспечивают музеи, и именно поэтому таксономист предпочитает признаки, которые легко наблюдать на фиксированных экземплярах (например, морфологические признаки).

В каждой группе организмов, будь то птицы, бабочки, морские ежи или улитки, существуют самые различные таксономические признаки, которые можно классифицировать следующим образом:

### ТИПЫ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

1. Морфологические признаки
  - а) Общая наружная морфология
  - б) Отдельные структуры (например, гениталии)
  - в) Внутренняя морфология (анатомия)
  - г) Эмбриогенез
  - д) Кариология (и другие цитологические различия)
2. Физиологические признаки
  - а) Особенности обмена веществ
  - б) Серологические, белковые и другие биохимические различия
  - в) Секреты и экскреты организма
  - г) Генетические факторы стерильности
3. Экологические признаки
  - а) Места обитания и хозяева
  - б) Пища
  - в) Сезонная изменчивость
  - г) Паразиты
  - д) Реакции хозяина
4. Этологические признаки
  - а) Ухаживание и другие этологические изолирующие механизмы
  - б) Другие особенности поведения
5. Географические признаки
  - а) Общие биогеографические особенности
  - б) Симпатрические и аллопатрические взаимоотношения популяций

Для того чтобы достигнуть высокой квалификации, таксономист должен быть хорошо знаком с признаками, наиболее полезными в том конкретном таксоне, по которому он предполагает специализироваться. В монографиях и справочниках обычно даются детальные описания используемых признаков. Например, Вашон (1952)

в своей ревизии скорпионов Северной Америки отводит 27 страниц детальному описанию и изображению таксономических признаков этой группы.

*Морфологические признаки.* Черты общей наружной морфологии различны у разных животных. Их можно расположить в ряд, начинающийся такими поверхностными чертами, как признаки оперения у птиц и шерстного покрова у млекопитающих, число чешуй у рыб и рептилий, и завершающийся чрезвычайно консервативными и филогенетически значимыми швами и склеритами у членистоногих. Анатомия внутренних органов служит обильным источником признаков практически во всех группах высших животных. Степень использования таких признаков варьирует от группы к группе и в общем обратно пропорциональна числу легко наблюдаемых внешних признаков и их полезности. Для млекопитающих обычно сохраняют и используют при классификации череп (с зубами), тогда как рептилии, амфибии и рыбы, как правило, сохраняются в спирте, так что их в любой момент можно вскрыть. В целом аспекты анатомии внутренних органов чаще обеспечивают признаки для классификации высших таксонов, чем для разделений на уровне вида. Ископаемые же остатки состоят почти исключительно из сохранившихся твердых частей — например, в случае мезозойских млекопитающих это в основном зубы.

Даже в этой традиционной области в последние десятилетия были достигнуты большие успехи. Описания стали более подробными и более стандартными. Автоматизируется взятие промеров (Гарн и Хелмрих, 1967). У низших беспозвоночных тщательный микроскопический анализ позволил выявить множество признаков даже у таких, на вид ничем не примечательных форм, как нематоды. Разработка новых методов импрегнации серебром позволила выявить изобилие признаков даже у простейших, особенно у инфузорий.

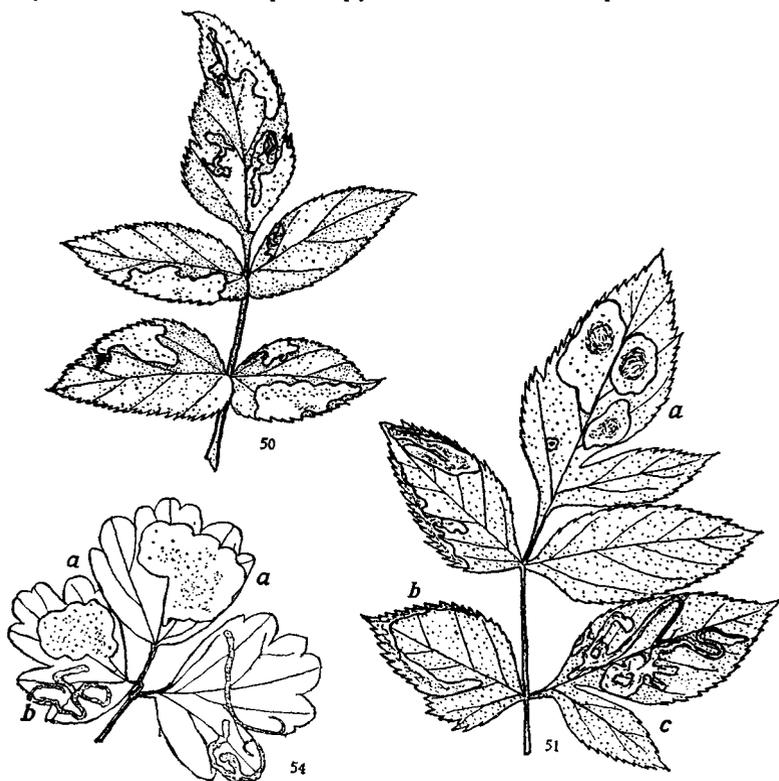
К числу органов и структур, обнаруживающих таксономически важные различия, постоянно прибавляются новые. Например, во многих таксонах чрезвычайно своеобразна и специфична морфология сперматозоидов, которая может служить полезным показателем родства.

**7.4.1. Твердые части (раковины, наружный скелет и т. д.) и следы деятельности животных (мины, следы и т. д.).** Было бы бессмысленно обсуждать вопрос о том, считать ли твердые части и т. п. морфологическими, физиологическими или поведенческими признаками. Классификация беспозвоночных по большей части основана на признаках наружных скелетов и раковин. Подобным же образом панцири, раковины, пластинки теки, цисты и другие твердые части чрезвычайно важны для классификации фораминифер, радиолярий, раковинных амоб, жгутиковых и других простейших. Характер ориентации кристаллов кальцита в скелете иглокожих

хорошо согласуется с их классификацией по семействам и отрядам (Рауп, 1962).

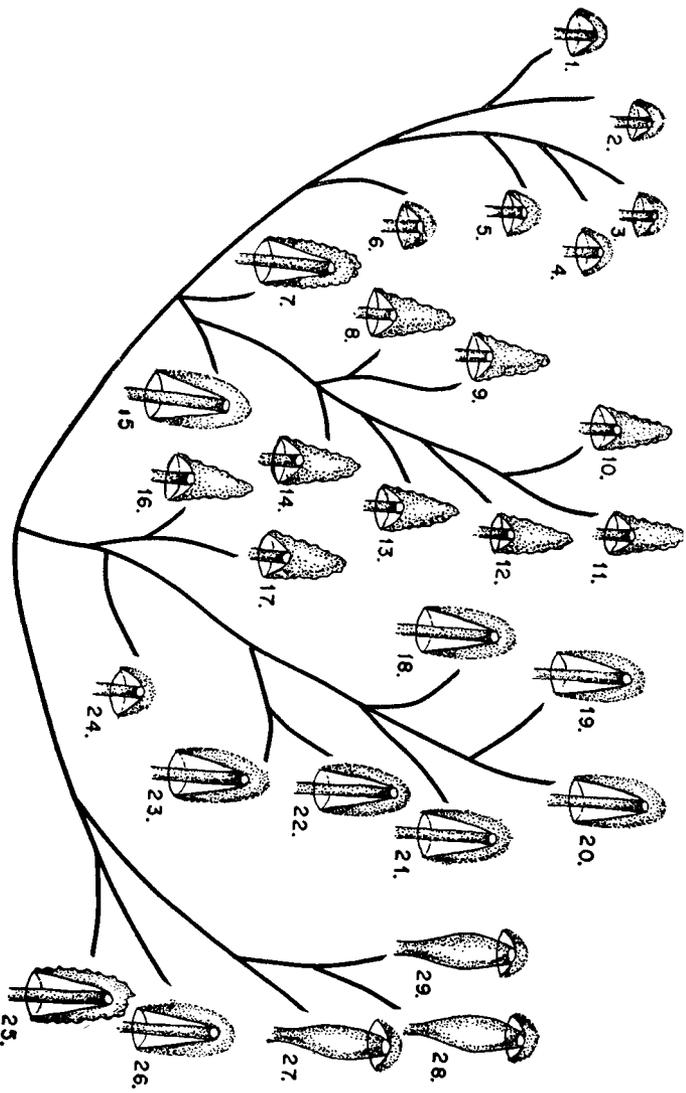
Многие таксоны динозавров основаны на ископаемых следах. При классификации галлообразующих насекомых галлы иногда дают столь же хороший ключ к установлению родства, как и признаки самих насекомых. Форма мин (фиг. 22) — важный таксономический признак для минирующих насекомых, проливающий свет даже на их филогению, поскольку мины иногда хорошо сохраняются на листьях ископаемых растений. Однако начиная с 1930 г. считается недопустимым основывать название новых видов исключительно на «следах деятельности животного» [ст. 13а и 24b (III)].

**7.4.2. Окраска.** Цветовой узор и другие черты окраски относятся к числу наиболее легко различимых и, таким образом, наиболее удобных в некоторых группах животных признаков.



Фиг. 22. Диагностические различия в характере минирования листьев *Angelica* (50 и 51) и *Aquilegia* (54) шестью видами минирующих мушек рода *Phytomyza* (Херинг, 1957).

Буквами а, b и с обозначены мины, проделанные разными видами *Phytomyza* на одном и том же растении.

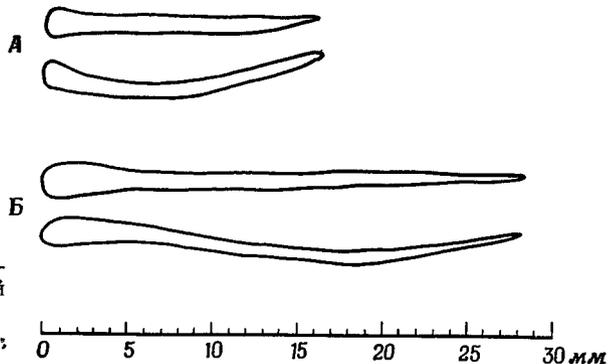


Фиг. 23. Типы сперматекы в группе *Drosophila gerda*, размещенные на филогенетическом древе, которое построено на основе эволюционных изменений на основании хромосом (Трокморган, 1962).

По окраске можно различать все виды птиц, за исключением нескольких родов, включающих виды-двойники (например, *Collocalia*, *Empidonax*). То же самое можно сказать о некоторых рыбах коралловых рифов, бабочках и других животных. Даже в тех случаях, когда окраска не вполне диагностична, она часто помогает резко сократить число видов, подлежащих рассмотрению. В таких группах, как млекопитающие, птицы, бабочки или некоторые осы, где обычно различают подвиды, окраска опять-таки играет важную роль; выделение многих подвидов основано исключительно на признаках окраски.

Цвет нелегко описать словами, и описание, данное одним автором, часто неверно понимается его читателями. Поэтому при проведении ревизий лучше не полагаться на описания, а если это возможно, самому проводить сравнение экземпляров. Существуют, однако, различные способы, позволяющие повысить точность определений и описаний окраски (см. гл. 10).

**7.4.3. Структуры генитального аппарата.** По причинам, которые пока не вполне ясны (Майр, 1963, стр. 103), гениталии многих животных, особенно членистоногих, не только имеют множество структурных деталей, но обладают также высокой видоспецифичностью (фиг. 23). Поскольку это трехмерные структуры, их следует тщательно препарировать, чтобы сделать строго сравнимыми (Дрейзбах, 1952). Во многих группах насекомых и пауков структура гениталий имеет более важное значение для диагноза видов, чем любой другой признак. Но даже и в этих группах известно немало случаев, когда в пределах одного вида существует значительная изменчивость, или, напротив, два родственных вида имеют неразличимые структуры. Структуры генитального аппарата особенно полезны в качестве таксономических признаков у членистоногих. У большинства позвоночных эти структуры мягкие, но исследование гоноподия некоторых рыб, хемипениса змей и бакулюма млекопитающих (фиг. 24) дает надежную таксономическую информацию.



Фиг. 24. Форма бакулюма как таксономический признак.

А. *Thomomys talpoides*. Б. : *Th. talpata*.

**7.4.4. Другие признаки.** Морфологические признаки взрослых организмов все еще используются чаще, чем какие-либо иные, но в дополнение к ним все в большей мере используются и другие признаки, рассматриваемые ниже (например, Блейр, 1962; Мунро, 1960). Это касается в особенности «трудных» видов, родов и семейств, в отношении которых данные морфологии двусмысленны или противоречивы. К *новым признакам* прибегают все чаще, потому что: 1) морфология отражает только часть генотипа и не всегда достаточно точно отражает генетическое родство; 2) в некоторых таксонах не удается выделить достаточное число морфологических признаков; 3) общая морфология иногда вводит в заблуждение вследствие наличия частных адаптаций. Внедрение новых типов таксономических признаков — один из аспектов так называемой новой систематики. Эти новые признаки (касающиеся белков, хромосом, поведения и т. д.) дополняют, но не заменяют морфологические признаки.

Особенно важное преимущество новых признаков состоит в том, что их можно использовать для проверки результатов, полученных на основании обычных морфологических признаков. Если возникает расхождение между классификацией, основанной на морфологии, и классификацией, основанной на неморфологических признаках, то следует использовать еще и другие комплексы признаков. К счастью, обычно новые признаки подтверждают классификации, основанные на более классическом подходе. Видимо, общая морфология в значительной мере отражает генотип и таким образом позволяет сделать в целом надежные заключения о родственных взаимоотношениях.

**7.4.5. Личиночные стадии и эмбриогенез.** Исследование различных стадий развития неполовозрелого организма или личиночных стадий, эмбриогенеза, а иногда даже яиц может обеспечивать получение таксономической информации. Различные виды-двойники комплекса *Anopheles maculipennis* (малярийные комары) были описаны на основании различий в строении яиц. Классификация *Aleyrodidae* (белокрылки) основана главным образом на куколках. Открытие похожей на лептоцефала личиночной стадии рыб отряда *Heteromi* позволило подтвердить предположение об их родстве с угрями.

В группах с полным метаморфозом личинки и взрослые особи обладают совершенно различными признаками, и заключения, сделанные на основании признаков одной стадии, служат очень полезной проверкой для заключений, сделанных по признакам другой стадии. Это было показано для лягушек (*Anura*) Ортоном (1957) и Инджером (1967). Тщательное сравнение личиночных и имагинальных признаков роющих ос (*Sphecidae*) позволило Эвансу (1964) показать, что некоторым признакам взрослых особей (глаза с вырезкой, утрата жилок на крыле) придавали слишком большое

значение. Изучение личиночных признаков привело к усовершенствованию системы. Подобные результаты были получены и по другим группам насекомых (ван Эмден, 1957). Личиночные и имагинальные признаки — это внешние проявления одного и того же генотипа. Могут существовать разные определительные схемы для личинок и взрослых, но классификация для данной группы организмов может быть только одна. Она должна быть основана на правильной оценке как имагинальных, так и личиночных признаков. Специализированные адаптации приобретаются иногда взрослыми особями, а иногда личинками, и только биологический анализ может привести к правильной их оценке. В классификации таких групп, как губки (*Porifera*), с крайне небольшим числом морфологических признаков, надлежащее рассмотрение эмбриогенеза оказало большую помощь (Леви, 1956).

**7.4.6. Генетические признаки и стерильность.** В отношении смысла термина «генетические признаки» существовало много противоречий. Вообще говоря, все признаки, за исключением негенетических модификаций фенотипа, являются генетическими признаками. Иногда к генетическим признакам относили изолирующие механизмы и моногенные признаки, но такое ограничение не оправдано. Термин *генетические признаки* по существу не имеет смысла.

В целом успешное скрещивание возможно только между близкородственными видами. В группах родственных форм плодовитость или бесплодие гибридов служит важной информацией, но эту информацию следует использовать осторожно. Утки, например, часто дают плодовитых гибридов при скрещивании не только между видами, но даже между родственными родами. Однако два таких близкородственных вида, как каролинская утка (*Aix sponsa*) и мандаринка (*A. galericulata*), полностью стерильны при скрещивании вследствие хромосомной перестройки. В целом для птиц характерна довольно значительная плодовитость при скрещивании между близкородственными видами, тогда как в некоторых группах насекомых наблюдается значительная стерильность даже при скрещивании географически удаленных популяций одного и того же вида. В других же группах насекомых виды, принадлежащие к одному и тому же роду, могут давать полностью плодовитых гибридов при скрещивании друг с другом. Тщательный анализ генетической совместимости разных видов жаб привел к перегруппировке видов в роде *Bufo* (Блейр, 1963). Не считая нескольких исключений, степень плодовитости при межвидовых скрещиваниях действительно служит очень чувствительным мерилем родства.

**7.4.7. Хромосомы.** Ботаники стали использовать обильные данные, получаемые при анализе хромосомных наборов, задолго до зоологов. Усовершенствование цитологических методов на протяжении последних двадцати лет позволяет в настоящее время про-

водить исследования хромосом даже в так называемых трудных группах, например у млекопитающих. Наибольшие трудности возникают при изучении птиц и чешуекрылых с их многочисленными мелкими хромосомами. *Diptera*, особенно те из них, у которых имеются гигантские хромосомы, и *Orthoptera* принадлежат к числу групп, наиболее удобных для хромосомных исследований. Полезные сводки по этому вопросу принадлежат Уайту (1954, 1957); правда, в настоящее время вследствие быстрого развития исследований в этой области они несколько устарели и следует обратиться к текущей реферативной и обзорной литературе. Маттей для млекопитающих и рептилий, Смит для жуков, Хьюз-Шредер для богомолов, Уайт для кобылок, Стоун, Карсон и Вассерман для *Drosophila*, Кейл для хирономид, Халка для *Notoptera* наряду со многими другими авторами провели исследования хромосомных наборов, которые способствовали развитию классификации животных, в частности насекомых. Исследования хромосом приматов — еще одна развивающаяся область, дающая много сведений о родственных взаимоотношениях (Чиарелли, 1966).

Хромосомы очень полезны, причем на двух разных уровнях. Во-первых, они помогают при сравнении близкородственных видов, в том числе видов-двойников; последние часто значительно сильнее различаются по хромосомам, чем по морфологическим признакам (Майр, 1963). Во-вторых, изучение хромосом имеет очень большое значение для установления филетических линий. Большая часть хромосомных изменений — это уникальные события, которые затем становятся характерными признаками для всех потомков той предковой популяции, где впервые возникла данная новая особенность. Изменения механизма определения пола, разного рода перестройки хромосом и центромер, слияния, расщепления и транслокации, приобретение сверхкомплектных хромосом и т. п. часто служат четким указанием на родство. Например, сходство в сперматогенезе у *Mallorhaga* (пухоеды) и *Aporhaga* (вши) служит сильным доводом в пользу предположения о близком родстве этих таксонов. Предполагалось, что неотенические хвостатые амфибии *Necturus* и *Proteus* стали сходными в результате конвергенции, однако оказалось, что для обоих родов в отличие от других хвостатых амфибий гаплоидное число хромосом равно 19 и гомологичные хромосомы у них очень схожи (Кезер и др., 1965).

Полиплоидия у животных встречается гораздо реже, чем у растений, однако существует много других путей увеличения или уменьшения числа хромосом. Чаще всего в процессе эволюции и, что примечательно, во многих группах происходит уменьшение числа хромосом в результате их слияния. Хотя хромосомы представляют собой генетический материал, было бы неверным считать, что степень изменения хромосом отражает степень генетического изменения. У близких родичей нередко обнаруживаются зна-

чительные перестройки; по существу многие виды полиморфны по разным типам хромосомных перестроек. Вместе с тем известны случаи, когда значительное генное изменение не вызывает никаких изменений в хромосомах или же сопровождается лишь незначительными изменениями в них, как это видно на примере гавайских *Drosophila* (Карсон, 1967).

**7.4.8. Физиологические признаки.** Эту группу признаков трудно определить. Все структуры представляют собой результат процессов роста, т. е. физиологических процессов, и, таким образом, в конечном счете являются физиологическими признаками. В свою очередь все физиологические процессы регулируются ферментами и другими макромолекулами и неотделимы от биохимических признаков. Под «физиологическими признаками» обычно понимают константы роста, устойчивость к температуре и различные процессы, изучаемые сравнительной физиологией. Видовые различия по этим признакам многочисленны, но, поскольку их нельзя обнаружить на фиксированном материале и так как для их изучения обычно необходима специальная аппаратура, эти признаки редко используются таксономистом. Некоторые типичные примеры обсуждаются Майром (1963), а более полно этот вопрос рассмотрен в учебниках сравнительной физиологии (например, Проссер и Браун, 1961).

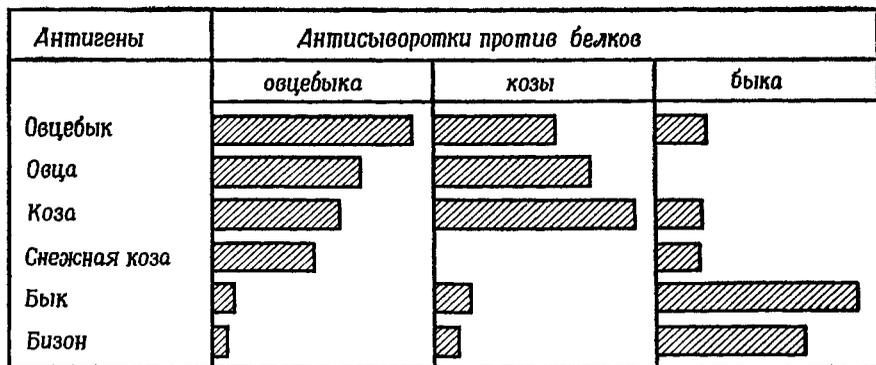
**7.4.9. Биохимические признаки.** Основные «изобретения» на молекулярном уровне были сделаны самими первыми живыми организмами. Даже у наиболее примитивных прокариот были в общем того же рода макромолекулы и метаболические процессы, которые мы обнаруживаем у высших животных и растений. Однако каждому таксономическому уровню присуща огромная специфичность, и это все в большей мере используется таксономистом.

Самый первый метод сравнения белков, получивший широкое распространение, дала серология (фиг. 25). Этот метод основан на том, что белки одного организма активнее реагируют с антителами против белков близкородственного организма, чем с антителами против белков более далеких родичей. К сожалению, применение этого метода связано с различными техническими затруднениями, и хотя им пользуются уже свыше 40 лет, он не оправдал в полной мере тех надежд, которые на него возлагались. Сводку некоторых достижений в области применения этого метода см. Леон (1964). Усовершенствование методик вызвало возрождение интереса к количественному исследованию антигенных реакций (например, Уильямс, 1964). Исследование генов, определяющих группы крови (иммуногенетика), пролило свет на родственные взаимоотношения видов голубей (Ирвин, 1947, и более поздние статьи его школы) и в настоящее время широко применяется при изучении приматов.

**Химическая таксономия.** В последнее время много внимания уделяли таксономии отдельных химических компонентов и макро-

молекул. Многие авторы использовали метод хроматографии на бумаге для сравнения химических компонентов организмов близкородственных видов, уделяя особое внимание аминокислотам и пептидам, обнаруживаемым при помощи нингидриновой реакции, а также пуринам, пиримидинам или другим веществам, которые либо флуоресцируют, либо поглощают ультрафиолетовые лучи. Различные методы электрофореза выявляют молекулярный состав сложных белков. Сайбли (1960), проанализировав белковые компоненты яичного белка более чем 100 видов птиц, не только выявил четкие показатели родства для случаев, ранее остававшихся неясными, но и возбудил сомнения относительно прежних систем и высказал предположения о родстве таксонов, прежде считавшихся весьма обособленными. Трокмортон (1962) провел аналогичные исследования для видов *Drosophila*. Электрофорез на бумаге, использовавшийся в этих ранних исследованиях, впоследствии был заменен более современными методиками, которые делают возможным гораздо более тонкое разделение, причем внедрение все новых и новых методик не прекращается. Эти методики используются также при изучении рептилий, амфибий, насекомых, моллюсков и других животных, и возрастание их роли не вызывает сомнений. Сведения относительно новейших методик и оборудования для анализа белков, пептидов и аминокислот можно найти в текущей литературе (например, Райт, 1966).

Еще один подход состоит в том, чтобы рассматривать единичную сложную молекулу, например молекулу гемоглобина, одного вида и сравнивать ее аминокислотный состав с аминокислотным составом молекулы близких или более далеких родственников. Характер замещения часто показывает, принадлежит ли два организма к одной и той же филетической линии. Подобные данные можно найти в материалах двух симпозиумов (Хандлер, 1964;



Фиг. 25. Реакция сывороток крови шести видов копытных с антисыворотками, специфичными в отношении трех видов (Муди, 1958).

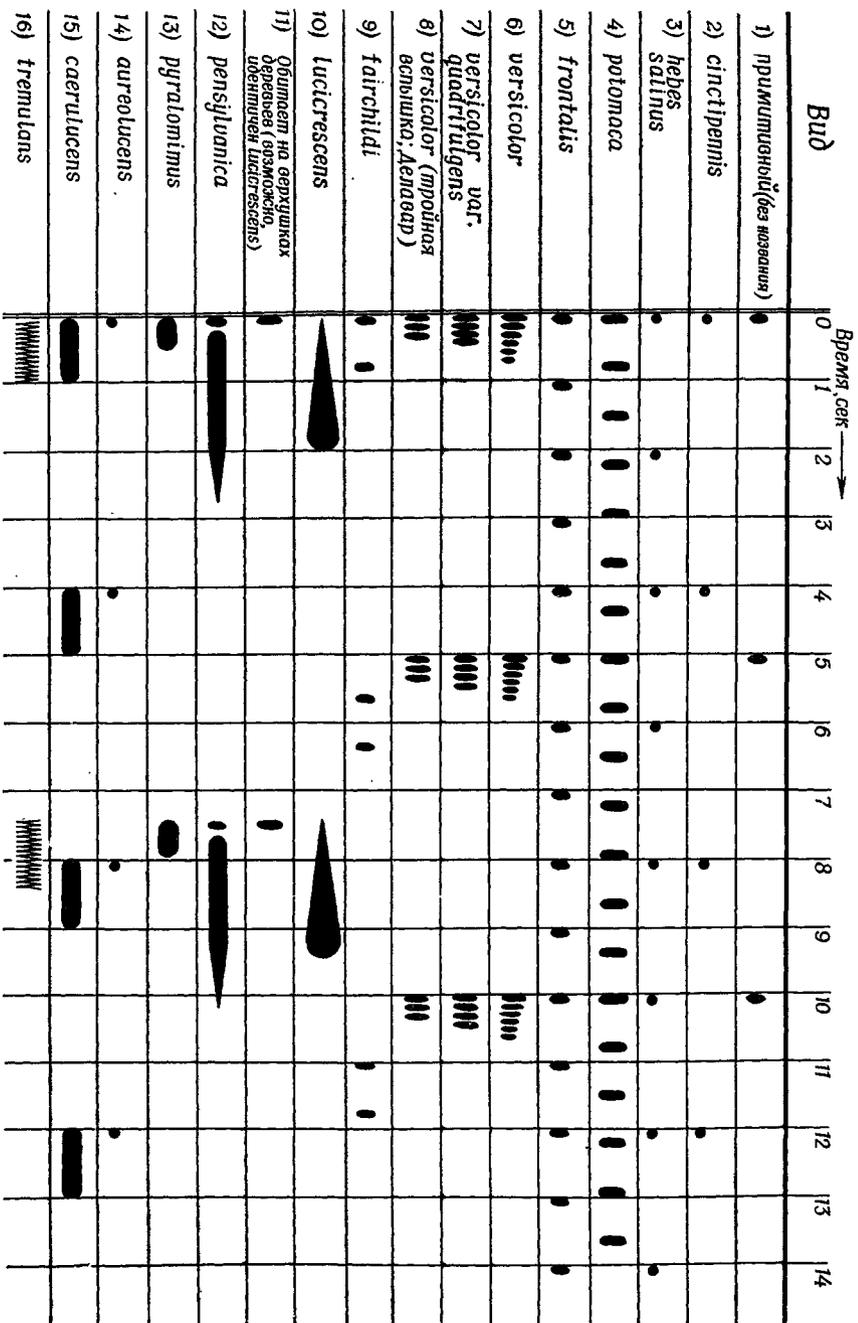
Брайсон и Фогель, 1965), проходивших сравнительно недавно. Для таких исследований можно использовать любой фермент, но их результаты, конечно, страдают теми же недостатками, которые присущи любой другой классификации, основанной на одном признаке.

Самое новое и наиболее интересное направление — это попытка подойти к основе основ родства, к самой генетической программе. В настоящее время развиваются весьма многообещающие методики установления гомологии первичных структур ДНК (Хойер и др., 1964). Пока что неясно, удастся ли довести чувствительность этих методов до такого уровня, чтобы они позволили дополнить имеющиеся данные, но исследования эволюции молекул на фоне классической таксономии неизбежно вскроют противоречия и неточности, что приведет к усовершенствованию классификации.

Исследование морфологических признаков показало, что каждый орган или система органов может иметь свой собственный особый темп эволюции (10.4.5). Судя по многим данным, этот принцип в равной мере относится к химическим признакам. Например, сравнение человека (*Homo*) с шимпанзе (*Pan*) показывает, что их гемоглобины и белки сыворотки мало дивергировали после того, как эти формы разошлись, хотя линия гоминид перешла за это время в совершенно новую адаптивную зону (фиг. 16). Используя таксономические признаки для заключений, касающихся классификации, следует всегда определять удельный вес потенциально противоречивой информации, даваемой разными признаками. Следует также отдавать себе отчет в тонких различиях между эволюционными явлениями на молекулярном уровне и на уровне организма (Майр, 1964b; Симпсон, 1964).

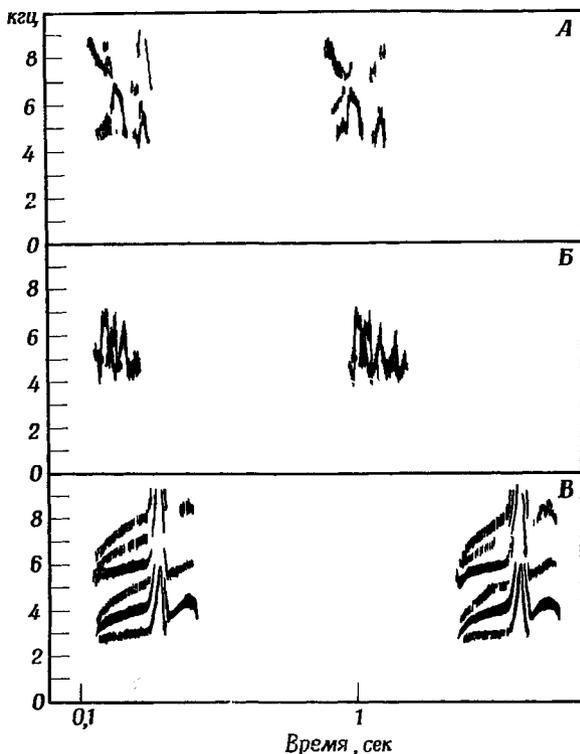
**7.4.10. Поведение.** Поведение, несомненно, служит одним из самых важных источников таксономических признаков. В самом деле, при исследовании близкородственных видов, а особенно видов-двойников, черты поведения часто оказываются гораздо более ценными, чем морфологические признаки (Майр, 1963). Однако здесь имеются два серьезных методических недостатка. Во-первых, поведение нельзя изучать на фиксированном материале; а во-вторых, даже на живых животных его можно изучать лишь в определенные периоды (некоторые типы поведения можно наблюдать только в течение сезона размножения или в определенное время суток). Сравнительное исследование поведения родственных видов превратилось в самостоятельную дисциплину — сравнительную этологию. Она уже внесла значительный вклад в усовершенствование классификации птиц, пчел, ос, прямокрылых, лягушек, рыб и других групп.

Причины столь большого значения поведения очевидны. Черты поведения — это наиболее важные изолирующие механизмы у жи-



Фиг. 26. Характер световых вспышек у разных видов североамериканских светляков (*Photuris*) (Барбер, 1951).

Высота и длина отрезков показывают интенсивность и характер вспышек.



Фиг. 27. Графическое изображение песен трех видов воробьев (Тильке, 1964).

A. *Passer domesticus*. Б. *Passer montanus*. В. *Petronia petronia*.

вотных, и новые адаптации часто начинаются с изменений в поведении. Литература по поведенческой систематике, объем которой стремительно увеличивается, частично суммирована в ряде обзоров (Майр, 1958, Берендс, 1959; Куллен, 1959; Александер, 1962; Уиклер, 1961, 1967). Примерами весьма тщательных исследований такого рода служат работы Эванса (1957, 1966) по роющим осам (Sphecidae), Сакагами и Миченера (1962) по галиктам, Спита (1952) по роду *Drosophila*, Джонсгарда (1965) по уткам (Anatidae), Тинбергена (1959) и Мойнигена (1959) по чайкам (Laridae) и Смита (1966) по *Tyrannus*.

Большим методическим достижением в исследовании поведения было создание звукозаписывающих устройств и других приборов, таких, как сонографы, позволяющих представить звук в графической форме (фиг. 27). Фултон и его последователи открыли или переоткрыли более сорока видов североамериканских сверчков в результате тщательного анализа их песен (Уокер, 1964; Алексан-

дер, 1967). Классификации видов в нескольких родах птиц (например, *Myiarchus*, *Empidonax*, *Tyrannus*) значительно помог анализ записи звуков. Путем сравнения голосов лягушек и жаб удалось не только открыть не распознававшиеся до этого виды-двойники, но и пролить свет на родственные взаимоотношения между ранее установленными видами. Важные сравнительные исследования звуков, издаваемых бесхвостыми амфибиями, провели Баррио, Блейр, Богерт, Литтлджон, Мэйн и Мечем. Акустические аспекты поведения животных обобщены в ряде работ (Таволга и Ланьон, 1960; Буснель, 1963).

Помимо особенностей брачного поведения, ухаживания и звуков, издаваемых животными, таксономическую ценность представляют различные другие элементы поведения. Например, узор паутины у различных пауков, клещей и гусениц может быть использован для классификации на разных уровнях. Два рода пчел *Anthidium* и *Dianthidium* было трудно различать по морфологическим признакам, однако все известные виды, принадлежащие к первому роду, строят свои гнезда из пушка разных сухих растений, а виды второго рода — из смолы хвойных деревьев и из песка или из мелких камешков.

Посторонние материалы, используемые при постройке гнезд или домиков для личинок или куколок, представляют собой признаки для классификации ручейников и бабочек-мешочниц на различных уровнях. Способ присоединения таких материалов к раковине служит полезным таксономическим признаком для различения видов моллюсков рода *Xenophora*. Яйцевые капсулы богомолов имеют видоспецифичную форму.

Черты поведения, которые бы служили характеристикой высших таксонов, обнаруживаются гораздо реже. К таким чертам относятся, например, использование грязи при постройке гнезд у деревенских ласточек и американских скальных ласточек (*Hirundo*), некоторые «комфортные движения» (почесывание, потягивание, купание и т. д.) у птиц (Мак-Кинни, 1965), движения чистки (grooming movements) у насекомых. До сих пор внимание было настолько сосредоточено на сравнении близкородственных видов, что диагностической ценностью характера поведения на уровне высших таксонов в какой-то мере пренебрегали.

**7.4.11. Экологические признаки.** В настоящее время хорошо известно, что каждый вид в природе имеет свою собственную нишу, отличаясь от своих ближайших родичей по характеру питания, сезону размножения, устойчивости к различным физическим факторам, по способности сопротивляться влиянию хищников, конкурентов и патогенных организмов и по другим чертам экологии (табл. 4). Там, где два близкородственных вида сосуществуют в одном и том же месте обитания, они избегают фатальной конкуренции благодаря этой видоспецифичности ниш (закон конкурент-

ного исключения; Майр, 1963). Ряд видов-двойников был открыт в результате обнаружения различий в характере предпочитаемой пищи — так называемая «специфичность по хозяину» (например, яблоневая и черничная пестрокрылки) — или в характере предпочитаемых мест обитания. Многие аспекты жизненного цикла, такие, как продолжительность жизни, плодовитость, продолжительность сезона размножения или сроки его наступления, иногда различны у близкородственных видов.

Таблица 4

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ-ДВОЙНИКАМИ  
В КОМПЛЕКСЕ *ANOPHELES MACULIPENNIS*

Вид	Местообитание	Вода	Зимняя спячка	Переносчик малярии
<i>melanoon</i>	Рисовые поля	Пресная	Нет	Нет
<i>messeae</i>	Холодные стоячие водоемы	„	Да	Почти никогда
<i>maculipennis</i>	Холодные проточные водоемы	„	„	Нет
<i>atroparvus</i>	Холодные водоемы	Солоноватая	Нет	Отчасти
<i>labbranchiae</i>	Главным образом теплые водоемы	„	„	Очень опасен
<i>sacharovi</i>	Мелководные стоячие водоемы	Часто солоноватая	„	То же

Специфичность ниши совершенно отчетливо выражена даже у видов, принадлежащих к таким группам, как птицы, млекопитающие или моллюски, которые не особенно привязаны к определенному субстрату. Кон (1959) обнаружил, что каждый вид рода *Conus* на Гавайских островах экологически отличается от родственных видов. Два вида-двойника (*ebraeus* и *chaldaeus*) питаются nereидами (полихеты), но из 199 экземпляров *ebraeus* у 136 были найдены nereиды вида *a* и ни одна не содержала nereид вида *b*, тогда как из 106 экземпляров *chaldaeus* 5 содержали вид *a* и 98 — вид *b*. Личинки *Drosophila mulleri* и *D. aldrichi* могут жить вместе в гниющей мякоти плодов кактуса *Opuntia lindheimeri*. Эти два вида, однако, четко специализированы, предпочитая определенные дрожжи и бактерии (Вагнер, 1944).

Еще большее значение специфичность ниши имеет для животных, связанных с определенным субстратом. К их числу относятся специализированные по хозяину растительноядные насекомые и клещи, а также специализированные по хозяину паразитические

виды. К сожалению, не существует современной сводки в этой области, за исключением прекрасной работы Детье (1947), в которой основное внимание обращено на сенсорные аспекты выбора хозяина. Многие новые виды насекомых были открыты путем сравнения популяций «одного и того же» вида, встречающихся на разных растениях-хозяевах. Некоторые энтузиасты, руководствуясь этим принципом, зашли слишком далеко и каждый раз, встречая насекомое на каком-либо другом хозяине, считали это достаточным основанием для описания нового вида. Только среди Cripthalini (жуки-короеды) Северной Америки из числа «видов», описанных Хопкинсом, 53 пришлось свести в синонимы. Дауни (1962) и Кон и Орианс (1962) дали полезные сводки некоторой литературы по этому вопросу. Специализацию по хозяину эктопаразитов обсуждали Клей (1949), Хопкинс (1949) и Холланд (1964).

Нередко наблюдаются экологические различия и между подвидами. В сущности большинство широко распространенных видов обнаруживает различия в экологии локальных популяций, особенно периферических изолированных популяций (Майр, 1963).

Здесь опять-таки, как и в случае признаков поведения, различия на видовом уровне исследовались гораздо чаще, чем различия между высшими таксонами. Многие экологические различия между высшими группами обычно считаются само собою разумеющимися. То, что киты занимают иную адаптивную зону, чем летучие мыши, слишком очевидно, чтобы заслуживать упоминания. Тем не менее при тщательном изучении оказывается, что даже роды, если это действительно хорошие роды, в большинстве случаев занимают явно разные ниши или адаптивные зоны. Лэк (1947) показал, например, что каждый род галапагосских выюрок отличается по характеру использования среды: *Geospiza* — наземный выюрок (основная пища — семена), *Camarhynchus* — древесный выюрок (основная пища — насекомые) и *Certhidea* — славковый выюрок (основная пища — мелкие насекомые); более подробно эта тема рассмотрена в 5.3.2 и 10.5.36, а также у Боумана (1961).

**7.4.12. Паразиты и симбионты.** В некоторых случаях виды-двойники были открыты благодаря тому, что их паразиты оказались различными. Два вида рода *Octopus* в Калифорнии являются хозяевами двух разных видов из группы Mesozoa. Новый вид термитов удалось описать благодаря тому, что в их гнездах был обнаружен иной набор термофильных жуков-стафилинид, чем в гнездах ранее известных видов. Кроме того, паразиты иногда помогают выяснить родственные взаимоотношения между высшими таксонами. Паразиты эволюируют вместе со своими хозяевами и в некоторых случаях более консервативны, чем сами хозяева. К сожалению, они переходят к новым хозяевам чаще, чем это принято считать, и поэтому к данным исследований фауны паразитов надо подходить очень осторожно (Бэр, 1957). Например, у фламинго

(Phoenicopterі) имеются общие признаки как с аистами, так и с гусями. Их пухоеды (Mallorhaga) принадлежат к тем же родам, которые паразитируют на гусях. На первый взгляд это можно рассматривать как указание на тесное родство, но на самом деле это свидетельствует лишь о сравнительно недавнем переходе пухоедов с гусей на фламинго. Если бы пухоеды происходили от общего предка, мы могли бы ожидать встретить в этих двух отрядах птиц родственных, но несколько различных паразитов. Анатомические данные выявляют промежуточность положения фламинго, но в целом большую их близость к аистам, чем к гусям. Человек (*Homo*) и шимпанзе (*Pan*) имеют больше общих экто- и эндопаразитов, чем *Pan* и орангутанг (*Pongo*). Это подтверждает тесное родство между *Homo* и *Pan* (установленное по другим данным). Однако это может быть также следствием перекрестного заражения симпатрических видов-хозяев, хотя люди живут также и в области обитания *Pongo*.

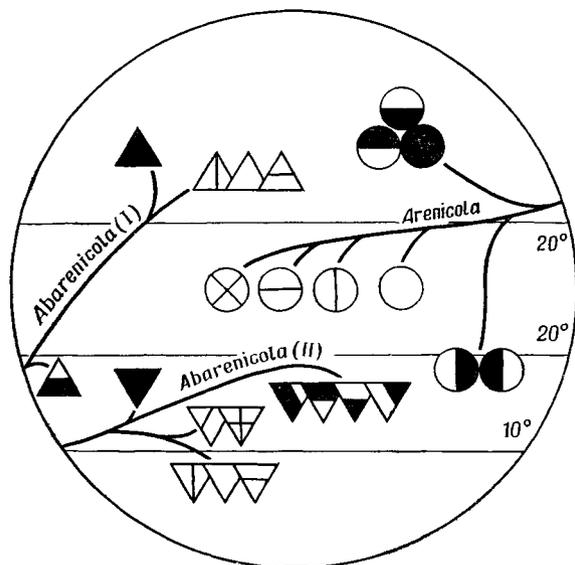
Открытие, что внутриклеточные симбионты могут служить важными таксономическими признаками, принадлежит П. Бухнеру (1966a) и его школе. Например, наиболее примитивные трибы щитовок (Steingeliini и др.) не имеют симбионтов, но после того как один таксон щитовок приобрел их, этот симбионт (со всеми его высокоспецифичными адаптациями) обнаруживается во всех происходящих от этого таксона филетических линиях щитовок. Неоднократно удавалось обнаружить неестественные таксоны щитовок именно потому, что они имели гетерогенные наборы симбионтов (см. также Бухнер, 1966b). Это касается также и симбионтов других групп насекомых. Фауны простейших в кишечнике термитов эволюировали вместе со своими хозяевами и могут быть полезны в качестве показателей родственных отношений в неясных случаях классификации термитов (Кирби, 1950b).

**7.4.13. Географические признаки.** Географические признаки относятся к числу наиболее полезных при выяснении запутанной таксономической картины или при проверке таксономических гипотез. Большинство разумных классификаций в известной мере коррелирует с географическими или связанными с ними экологическими особенностями. Таксономист прежде всего интересуется географическими признаками двух типов: 1) общим характером географического распространения, которое особенно полезно при систематизации и интерпретации высших таксонов; 2) соотношением аллопатричности и симпатричности, которое очень помогает, если надо установить, являются ли две популяции конспецифичными (гл. 9). Детальное рассмотрение различных аспектов связи между таксономией и географией можно найти также в Systematic Association Publication № 4 (Никольс, 1962) и у Симпсона (1965).

Изучение распространения многих групп растений и животных выявило хорошо выраженные схемы географического распреде-

ления. Биогеографы на основании обобщенных сравнений фаун и флор разделили мир на различные царства (суши), области, провинции, подпровинции и т. д. Эти подразделения обособлены не очень строго, но в общем они представляют собой центры распространения, которые существуют в настоящее время или существовали в прошлом. Эти географические единицы не статичны, а могут расширяться или сжиматься, и потому мы считаем более полезным называть их фаунами, флорами или биотами, а не зонами или областями. Таксономист должен иметь представление о геологической истории районов, в которых располагается центр подобной биот, а также знать взаимоотношения рассматриваемых фаун и флор в прошлом (Майр, 1964а). Располагая такой информацией, можно гораздо более здраво судить о различных высших таксонах.

Причина того, что географическое распространение имеет большую таксономическую ценность, связана с эволюцией и монофилией. Так же как каждый таксон происходит от какого-то определенного предка, каждая колонизация, сопровождающаяся преодолением преграды, совершается каким-то видом-основателем. Другими словами, весьма вероятно, что родственные виды, обитающие в некоторой области, являются потомками общего предка и что



Фиг. 28. Схема распространения трех групп видов пескожилов (Arenicolidae) (Уэллс, 1963).

*Abarenicola (I)* — не имеющие статацистов, *Abarenicola (II)* — имеющие статацисты.  
Цифры обозначают изотермы поверхностных вод океана.

в большинстве случаев ни в каком другом удаленном от этой области месте не возникли независимо другие виды, принадлежащие к этой группе. Например, млекопитающие Южной Америки либо не родственны млекопитающим Африки, либо, если они имеют общее происхождение, то, вероятно, достигли Южной Америки через Северную. Казалось, что грызуны группы *Huysricomogpha*, которые на первый взгляд родственны африканским, представляют исключение, поскольку в раннетретичных отложениях Северной Америки дикобразы отсутствуют. Переисследование этих грызунов, принятое для решения этой зоогеографической загадки, показало, что дикобразы Южной Америки и Африки имеют независимое происхождение (Вуд, 1950), Трудности, возникающие при рассмотрении географического распространения, пролили свет на таксономические взаимоотношения и во многих других случаях. Так, они навели на мысль, что новозеландские «дрозды» (*Turnagra*) на самом деле относятся не к дроздам, а, вероятно, к *Pachycephalinae*, а новозеландские «синицы» — не к *Paridae*, а к *Malurinae*. Оба исправления привели не только к улучшению классификации, но также к значительному упрощению зоогеографии. Таким образом, исследование распространения служит важным способом таксономического анализа. Его осмысленное применение состоит в том, чтобы непрестанно задавать себе вопрос, соответствуют ли наши заключения о родстве таксонов характеру их распространения.

**7.4.14. Относительная ценность признаков разных типов.** Каждый тип признаков увеличивает общую информацию. Очень часто таксономист вынужден ограничиваться фиксированным материалом, т. е. в основном лишь морфологическими признаками, и теми географическими и экологическими данными, которые имеются на этикетке. В тех случаях, когда морфологический анализ не дает однозначного решения, а это бывает часто, следует приложить все усилия, чтобы дополнить его данными о биохимии, поведении и т. д. При различении видов используются иного рода признаки, чем при установлении взаимоотношений между высшими таксонами. Лишь совсем недавно была сделана попытка определить относительную ценность разных признаков на разных уровнях таксономической иерархии.

## **7.5. Признаки и ранг категории**

Признаков, которые бы недвусмысленно указывали на ранг данной категории, не существует. Мы не можем сказать, что вид А следует поместить в отдельный род, так как он имеет некий родовой признак (5.4.2). Степень морфологического различия между видами и родами в одних семействах гораздо больше, чем в других. Поведенческие различия между близкородственными видами в одних группах сильнее, чем в других. Какой-либо признак, ко-

торый в одном семействе связан с родовым различием, у видов другого семейства может быть подвержен индивидуальной изменчивости. Немного нам говорит также и общий уровень различия. Морфы внутри одной популяции могут различаться больше, по крайней мере по заметным морфологическим признакам, чем хорошие виды-двойники. Снова и снова мы должны вспоминать, что именно таксон дает нам признаки, а не наоборот.

Опытный таксономист часто эмпирически знает, какова ценность тех или иных признаков в той конкретной группе, по которой он специализируется. Для различения видов полезно прежде всего любое различие, которое действует как изолирующий механизм или способствует конкурентному исключению. Конкретная система связи, используемая в качестве изолирующего механизма (световые сигналы у светляков, крики у лягушек и т. д.), может служить признаком высшего таксона, а какой-либо специфический изолирующий механизм может характеризовать вид. С другой стороны, признаки, указывающие на освоение определенной адаптивной зоны или являющиеся побочными продуктами четко очерченного, высокоинтегрированного генотипа, обычно помогают при разделении и ограничении высших таксонов. Недавние исследования биохимических признаков ясно показали, что некоторые из них наиболее полезны на видовом уровне, например признаки, изучаемые иммунологическими методами, тогда как другие на этом уровне недействительны, но дают очень много информации относительно высших таксонов; третьи подвержены локальному полиморфизму и не имеют таксономической ценности. Дело таксономиста установить, какой признак будет наиболее полезен на уровне данной категории.

Хотя пока еще нельзя сделать широких обобщений, дифференциальное значение признаков в пределах каждого высшего таксона постепенно становится очевидным. Различные типы признаков оказываются наиболее полезными на следующих уровнях:

1. Распознавание подвидов (географическая изменчивость).
2. Различение близкородственных видов, особенно видов-двойников.
3. Группирование родственных видов в роды.
4. Установление взаимоотношений высших таксонов, от семейств до типов.

## **Заключение**

Таксономическим признаком может быть любая особенность, по которой член данной популяции может отличаться от членов других популяций организмов. Эта особенность может характеризовать любое поддающееся сравнению свойство живого или мертвого организма.

1. Консервативные (т. е. медленно эволюирующие) таксономические признаки особенно полезны при распознавании высших таксонов; признаки, изменяющиеся наиболее быстро или относящиеся к изолирующим механизмам, наиболее полезны в случае низших таксонов.

2. Таксономические признаки, подверженные параллелизму, особенно связанные с утратой или редукцией, следует использовать только с большой осторожностью.

3. Таксономические признаки выражают особенности биологии их носителей. Понимание этих особенностей служит предпосылкой для правильной оценки этих признаков.

4. Один и тот же фенотипический признак может иметь разную ценность и разную степень постоянства в разных таксонах и даже внутри одной филетической группы. Вес, придаваемый данному признаку, зависит главным образом от степени его постоянства в данной группе.

Вся зоологическая классификация основана на правильной оценке (взвешивании) таксономических признаков. Поэтому выполнение этой операции — самая важная, а также одна из самых трудных задач, стоящих перед таксономистом (10.4).

## Глава 8

### **КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

В своей работе таксономист не имеет дела с видами как таковыми: он работает с экземплярами и выборками, и его первая задача — объединить их в группы сходных экземпляров, феноны (гл. 1). Феноны в свою очередь он относит к видам. История таксономии, особенно наличие длинных списков синонимов во многих группах, доказывает, что вследствие сильной изменчивости большинства видов это нелегкая задача.

Исследователь неживых объектов устанавливает классы на основании одного лишь сходства. Он не колеблясь поместил бы объекты столь различные, как гусеница, куколка и имаго какой-либо бабочки, в три разных класса, тогда как взрослых бабочек двух сходных видов он мог бы отнести к одному и тому же классу. Биолог, однако, знает, что следует принимать во внимание и другие факторы, а не только простое сходство. Один из таких факторов — непрерывность генотипа на пути от оплодотворенного яйца через все личиночные стадии до взрослого организма. Другой такой фактор — это половое размножение, имеющее следствием генетическую связанность всех индивидуумов, принадлежащих к одной и той же локальной популяции. Все члены некоторой локальной популяции являются, так сказать, продуктами одного и того же генофонда и тем самым образуют некую единую таксономическую целостность.

Именно знание этих биологических явлений позволяет таксономисту правильно относить феноны к определенным видам. Например, если у данного вида имеется половой диморфизм, его самцы и самки будут принадлежать к двум разным фенонам. Тот факт, что один фенон состоит только из самцов, а другой — только из самок, показывает, что эти феноны не представляют собой виды. В таких случаях для выяснения ситуации будет привлечена дополнительная информация. Например, если в коллекции, собранной в данной местности, эти два фенона единственные, представляющие некоторый род, и если они были собраны в одно и то же время, в одном и том же местообитании, весьма велика вероятность, что они представляют собой самцов и самок одного вида. Экспери-

менты по скрещиванию, выращивание личинок и исследование брачного поведения и спаривания в природе дают дополнительную биологическую информацию, позволяющую правильно определить принадлежность фенонов. Число различных заключений, которые можно сделать на основании имеющейся информации, обычно довольно велико. Знание характера и степени полового диморфизма, обнаруживаемого у ныне живущих (рецентных) видов, часто позволяет правильно установить видовую принадлежность ископаемых фенонов (например, в случае ископаемых остракод).

Чем больше объем имеющейся информации о рассматриваемых фенонах, тем легче их классифицировать. Следует учитывать все сведения, о которых говорилось в гл. 6: точное место сбора, местобитание (и другие могущие быть полезными экологические данные) и время года, когда было добыто животное. Эта информация должна быть точной по двум причинам:

- 1) многие аспекты экологии и жизненного цикла видоспецифичны (гл. 7);
- 2) фенотип популяций животных одного и того же вида часто варьирует в зависимости от местности, времени года или местобитания (см. ниже).

Различия между фенонами могут, таким образом, отражать или видовые различия, или внутривидовую изменчивость. Следовательно, необходимо составить себе полное представление о внутривидовой изменчивости, чтобы иметь право делать вероятностное утверждение, что фенон *B* принадлежит к иному виду, чем фенон *A*. Именно поэтому так важно досконально изучить индивидуальную географическую изменчивость.

В таксономической литературе все еще содержится множество наименованных фенонов, которые до сих пор не объединены надлежащим образом в биологические виды. Это самки и самцы насекомых с выраженным половым диморфизмом (8Б.1), рабочие и половые касты общественных насекомых, различные стадии жизненного цикла паразитов, а также ювенильные стадии и морфы. Одна из постоянных забот таксономиста состоит в том, чтобы обнаруживать номинальные виды, которые не являются подлинными биологическими видами.

*Основные вопросы, касающиеся фенонов.* Когда таксономист имеет перед собой два или более фенона, которые он должен правильно отнести к тем видам, к каким они принадлежат, он должен задать себе два вопроса:

1. *Происходят ли эти феноны или выборки из одной и той же местности?* Если ответ окажется утвердительным, то возможны только две альтернативы: либо эти феноны являются индивидуальными вариантами одного вида, либо они принадлежат к нескольким хорошим видам (9А.1). Если феноны происходят из разных местностей, то имеется третья возможность, а именно — что они

представляют собой разные подвиды одного географически изменчивого вида (9Б).

2. *Имеются ли какие-либо данные, свидетельствующие о репродуктивной изоляции между популяциями, в которых были собраны феноны?* На этот вопрос ответить гораздо труднее. Музейный материал может дать лишь некоторые указания, помогающие решить эту проблему.

Если исследователь ответил на эти вопросы, он может установить по решетке для распознавания (табл. 5) таксономическое положение фенонов.

Таблица 5

РЕШЕТКА ДЛЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАСПОЗНАВАНИЯ

Феноны		Репродуктивно не изолированные	Репродуктивно изолированные
Морфологически идентичные:	Симпатрические	(1) Одна и та же популяция	(5) Виды-двойники
	Аллопатрические	(2) Один и тот же подвид	(6) Виды-двойники
Морфологически различные:	Симпатрические	(3) Феноны из одной популяции	(7) Разные виды
	Аллопатрические	(4) Разные подвиды	(8) Разные виды

Наличие или отсутствие морфологических различий, так же как и географические взаимоотношения, почти всегда можно установить при наличии хороших этикеток. Большая часть трудностей возникает вследствие недостатка данных о репродуктивной изоляции. Взглянув на табл. 5, мы можем видеть, что, не имея информации о репродуктивной изоляции, мы столкнемся с трудностями при выборе из альтернатив 1 или 5; 2 или 6; 3 или 7; 4 или 8. Большой процент таксономических ошибок возникает в результате неверного выбора в какой-либо из этих пар. Что же можно сделать при отсутствии непосредственной информации о репродуктивной изоляции, чтобы избежать ошибки? Опытный таксономист знает, что этому прежде всего может помочь глубокое знание индивидуальной и географической изменчивости. Поэтому большая часть данной главы будет посвящена доскональному рассмотрению изменчивости. Каждому виду животных свойственна особая изменчивость. Однако ей всегда можно найти место в рамках описанной в этой главе схемы.

Феноны, собранные в одной и той же местности (или геологическом горизонте), представляют собой либо разные биологические виды, либо проявления индивидуальной изменчивости (альтернативы 3 и 7). Чтобы иметь возможность выбрать одну из альтернатив при отсутствии данных о репродуктивной изоляции, необходимо рассмотреть все возможности индивидуальной изменчивости данного вида в целом. Такая изменчивость гораздо шире, чем представляет себе начинающий, а иногда она вводит в заблуждение даже опытного таксономиста. Установлено, что более половины всех синонимов возникли в результате недооценки индивидуальной изменчивости. Ниже перечислены различные формы индивидуальной изменчивости.

#### ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ВНУТРИ ОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

##### I. Негенетическая изменчивость

###### А. Индивидуальная изменчивость во времени

1. Возрастная изменчивость
2. Сезонная изменчивость особи
3. Сезонная изменчивость поколений

###### Б. Изменчивость общественных насекомых (касты)

###### В. Экологическая изменчивость

1. Биотопическая изменчивость (экофенотопическая)
2. Изменчивость, вызванная временными климатическими изменениями
3. Изменчивость, определяемая хозяином
4. Изменчивость, зависящая от плотности популяции
5. Аллометрическая изменчивость
6. Нейрогенная изменчивость окраски

###### Г. Травматическая изменчивость

1. Изменчивость, вызванная паразитами
2. Изменчивость, вызванная случайными повреждениями, и тератологическая изменчивость

##### II. Генетическая изменчивость

###### А. Изменчивость, связанная с полом

1. Различия в первичных половых признаках
2. Различия во вторичных половых признаках
3. Чередование поколений
4. Гинандроморфы и интерсексы

###### Б. Изменчивость, не связанная с полом

1. Непрерывная изменчивость
2. Прерывистая изменчивость (полиморфизм)

Два наиболее важных класса — это негенетическая и генетическая изменчивость.

## 8А. НЕГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

На фиксированном музейном экземпляре, конечно, невозможно определить непосредственно, имеет ли данная вариация генетическую основу. Тем не менее для таксономиста важно понимать, что существуют различные типы изменчивости и что в сравнительно хорошо изученных группах во многих случаях можно сделать обоснованное заключение относительно статуса данного варианта на основе полевых наблюдений и доступных экспериментальных данных. Обсуждение эволюционных аспектов индивидуальной изменчивости см. у Майра (1963). В общей форме можно утверждать, что негенетическая изменчивость обеспечивает приспособленность особи, а генетическая изменчивость — приспособленность популяции и вида.

В целом у животных развитие канализировано в гораздо большей степени, чем у растений. Кроме того, вследствие способности животных к передвижению и высокого развития у них органов чувств они могут выбирать местообитание. Поэтому, если не считать некоторых хорошо известных исключений, негенетические изменения фенотипа представляют гораздо меньшую проблему для таксономистов-зоологов, чем для ботаников. Однако каждый зоолог должен хорошо представлять себе, с какими типами негенетической изменчивости он может столкнуться в исследуемой им группе.

### 8А.1. Индивидуальная изменчивость во времени

**8А.1.1. Возрастная изменчивость.** Животные, рождаются ли они более или менее развитыми или вылупляются из яйца, как правило, проходят ряд ювенильных или личиночных стадий, которые могут очень сильно отличаться от взрослой стадии. В каталогах по любой группе животных перечисляются многочисленные синонимы, возникшие в результате неумения таксономистов распознать разные возрастные стадии одного и того же вида.

У рептилий, птиц и млекопитающих нет личиночных стадий, но неполовозрелые особи могут довольно сильно отличаться от взрослых, особенно у птиц. Линней описал молодого ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis* Linnaeus), имеющего продольные полосы, как самостоятельный вид (*gentilis*), отличный от взрослого ястреба (*palumbarius*) с поперечнополосатой окраской нижней части тела. У птиц известно несколько сот синонимов, описанных на основании птенцового оперения. Если найти особей в процессе линьки, меняющих птенцовое оперение на взрослое, то эти ошибки легко устранить.

У многих мелких млекопитающих (например, грызунов и насекомоядных) выборки, собранные в разное время года, различаются

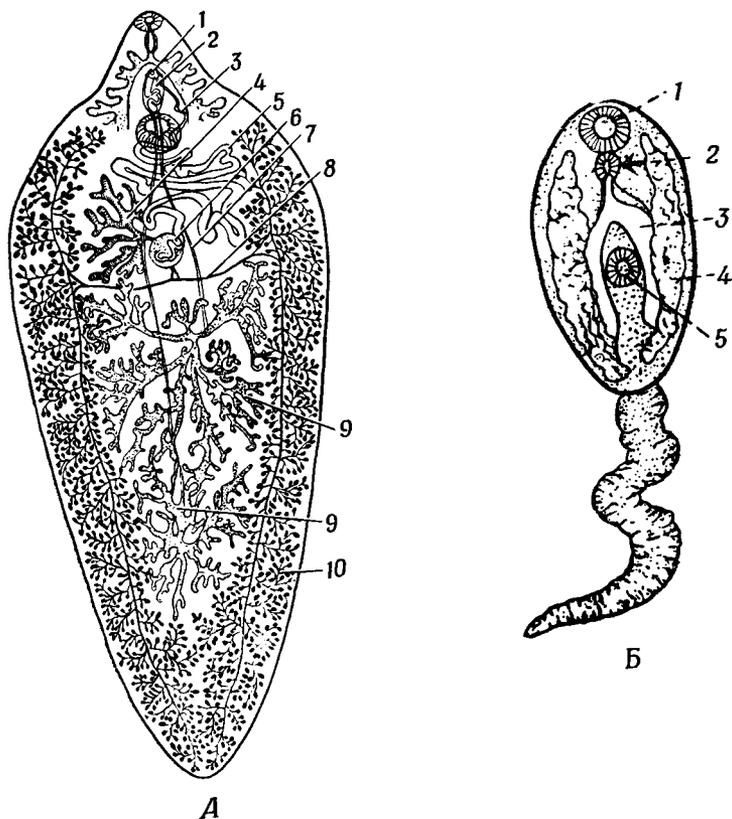
по соотношению взрослых и молодых особей. Прежде чем приступать к сравнению выборок из разных местностей, следует разделить взрослых и неполовозрелых особей.

У многих рыб неполовозрелые формы настолько отличны от взрослых, что их описывали как разные роды и даже разные семейства. Неполовозрелые стадии угря (*Anguilla*) были первоначально описаны как *Leptocephalus brevirostris* Каур. Устранение таких ошибок может оказаться особенно затруднительным в случае неотенически животных, т. е. животных, которые достигают половой зрелости на одной из личиночных стадий.

С еще более серьезными трудностями встречается таксономист в тех группах, где личиночные стадии не имеют ни малейшего сходства со взрослой стадией (например, гусеница и бабочка). Пассивно или активно плавающие личинки сидячих кишечнорастных, иглокожих, моллюсков и ракообразных часто крайне сильно отличаются от взрослых форм. Таксономический статус таких личиночных стадий можно установить, либо подобрав полный ряд всех промежуточных стадий, либо наблюдая за их развитием от первой до последней стадии. Таксономическое определение личиночных стадий паразитов особенно затруднено в тех случаях, когда разные стадии встречаются на разных хозяевах. В гельминтологии принято присваивать формальные таксономические названия личиночным стадиям (церкариям) сосальщиков (Trematodes), чтобы облегчить их быстрое определение (фиг. 29). От такой двойственной номенклатуры (ст. 42с), конечно, отказываются, как только становится известно, к какому виду сосальщиков относится данная церкария. Обычно это можно установить только путем выращивания в лабораторных условиях.

Возрастная изменчивость не ограничивается различиями между личиночными стадиями и взрослыми особями, но наблюдается также между «молодыми» и «старыми» взрослыми особями. Например, известно, что у старых самцов разных видов оленей (*Cervus* и т. д.) рога имеют больше отростков, чем у молодых. Форма рогов также может меняться. Эту возрастную изменчивость следует учитывать при сравнении рогов разных видов или подвидов. После достижения определенного возраста число отростков, вероятно, более не увеличивается (или увеличивается незакономерно). Было бы столь же тщетно пытаться определить точный возраст старого самца оленя по числу отростков на рогах, как возраст гремучей змеи (*Crotalus*) — по числу колец в ее трещотке или возраст птицы-носорога (*Aceros plicatus* Forster) — по числу складок на роге клюва.

Таксономист стремится работать с возможно более однородными выборками. Этого гораздо легче достигнуть в тех случаях, когда у животных имеется ясно выраженная взрослая стадия (после личиночной), чем у таких животных, для которых характе-



Фиг. 29. Различия между взрослой печеночной двуусткой (*Fasciola hepatica*) и ее личиночной стадией (церкарией).

А. Взрослая особь: 1 — половое отверстие, 2 — сумка цирруса, 3 — метратерм, 4 — яичник, 5 — матка, 6 — оотип, 7 — семенной проток, 8 — желточный проток, 9 — семенник, 10 — желточный. Б. Личинка: 1 — ротовая присоска, 2 — глотка, 3 — кишечник, 4 — железа, 5 — брюшная присоска.

рен непрерывный рост (как у змей или рыб) и которые становятся половозрелыми по достижении лишь половины или менее своей потенциальной величины. Работая с такими формами, лучше использовать отношения размеров, чем абсолютные измерения. Мери-стические признаки (например, число чешуй или лучей плавников) у многих видов не увеличиваются в числе после того, как они сформировались, несмотря на интенсивный последующий рост. Поэтому-то в герпетологии и ихтиологии этим признакам придают такое большое значение.

Обычно считают, что птицы достигают своих окончательных размеров к тому моменту, когда они впервые приобретают взрос-

лое оперение. В настоящее время имеются убедительные данные, свидетельствующие о том, что это не всегда так. Точно установлено, что у птицы-носорога Папуасской области, *Aceros plicatus*, те взрослые особи, у которых только по 2 или 3 складки на клюве, моложе особей, имеющих по 5 или более складок. У птиц во взрослом оперении с 5—8 складками длина клюва составляет от 198 до 227 мм, тогда как у птиц в таком же взрослом оперении, но с 2—3 складками длина клюва равна 185—199 мм. При помощи кольцевания удалось показать, что у некоторых воробьиных птиц размер известных взрослых индивидуумов слегка возрастает с годами.

**8А.1.2. Сезонная изменчивость особи.** У некоторых животных, у которых жизнь взрослых особей захватывает несколько сезонов размножения, одна и та же особь в разное время года выглядит совершенно по-разному. Многие птицы имеют яркий брачный наряд, который по окончании сезона размножения они сменяют на скромное темное оперение. Среди птиц Северной Америки это наблюдается, например, у многих уток, ржанок, славок, танагр и других. У многих видов меняют оперение только самцы.

У арктических и субарктических птиц и млекопитающих, таких, как белая куропатка (*Lagopus*) и ласка (*Mustela*), может наблюдаться смена покровительственного белого зимнего наряда на «нормально» окрашенный летний. У других птиц в зависимости от сезона изменяется цвет мягких частей тела. У большой белой цапли (*Egretta alba* Linnaeus) и у европейского скворца (*Sturnus vulgaris* Linnaeus) клюв может становиться из желтого черным. Изменения в оперении птиц обычно осуществляются посредством линьки, но и простое снашивание пера может приводить к резким изменениям. Например, только что перелинявший европейский скворец (*Sturnus vulgaris*) в октябре покрыт белыми пятнами и все его перья имеют беловатую или желтоватую кайму. За зиму края перьев снашиваются, и весной, в начале сезона размножения, вся птица, не сменив ни одного пера, получает красивую глянцево-черную окраску. Такой процесс снашивания приводит к выявлению яркого брачного наряда у самцов многих других птиц. В засушливых областях, особенно в настоящих пустынях, пигменты выцветают на солнце. Перед линькой птица выглядит гораздо бледнее, чем только что перелинявшая особь.

Во всех этих случаях одна и та же особь выглядит в разное время года совершенно по-разному. Такая сезонная изменчивость особенно обычна у позвоночных с их сложными эндокринными системами. Многие такие сезонные варианты были описаны как отдельные виды, прежде чем была понята их истинная природа.

**8А.1.3. Сезонная изменчивость последовательных поколений.** Многие виды беспозвоночных, особи которых живут непродолжительное время, особенно насекомые, дают по несколько поколений в год. Нередко особи таких видов, появившиеся в холодную погоду

весной, сильно отличаются от особей, появившихся летом, или особи, появившиеся в засушливый сезон, отличны (например, имеют более бледную окраску) от вылупившихся во влажный сезон.

Такие сезонные формы обычно можно распознать не только благодаря наличию промежуточных вариантов, появляющихся в период между сезонами, но и потому, что они идентичны по характеру жилкования крыла, строению гениталий и т. п.

**Цикломорфоз.** Особого рода сезонная изменчивость обнаруживается у некоторых пресноводных организмов, особенно у коловраток и ветвистоусых рачков. В разное время года популяции одного и того же вида претерпевают вполне регулярные морфологические изменения, связанные с изменениями температуры, перемешиванием и другими гидрологическими факторами. Это привело к описанию многих «видов», особенно в роде *Daphnia*, представляющих собой всего лишь сезонные вариации. Несколько случаев такого цикломорфоза было недавно проанализировано Бруксом (ветвистоусые), Бухнером (коловратки) и их сотрудниками. У коловраток разные морфы могут возникать при питании разной пищей.

## **8А.2. Изменчивость общественных насекомых (касты)**

У общественных насекомых, таких, как некоторые пчелы и осы, а особенно муравьи и термиты, образовались касты. Это определенные группы особей внутри колонии, помимо размножающихся каст (царицы и самцы, или трутни): рабочие (иногда разных типов) и солдаты (также иногда разных типов). У *Hymenoptera* эти касты представляют собой чаще всего видоизмененных самок и генетически идентичны (за исключением рабочих у некоторых общественных пчел), тогда как у *Isoptera* (термиты) могут быть изменены особи обоих полов. Возможно, что эти разные типы строения возникают в результате питания личинок разным кормом или обусловлены гормональными или иными воздействиями. Совершенно очевидно, что этим внутриколонийным вариациям не следует давать таксономические названия; однако в связи с этим были случаи ошибочного описания видов, так как авторы не сумели понять, что они имеют дело с разными типами солдат или рабочих в одной и той же колонии.

## **8А.3. Экологическая изменчивость**

**8А.3.1. Биотопическая изменчивость (экофенотипическая).** Популяции одного вида, встречающиеся в одной и той же местности, но в разных биотопах, часто бывают довольно различны. При таксономическом рассмотрении таких локальных вариантов нередко впадали в крайности: одни авторы описывали подобные варианты как разные виды, а другие считали их всех ненаследственными

вариантами. В действительности они могут быть: 1) микроподвидами (или экологическими расами) и 2) ненаследственными экофенотипами. Последние особенно обычны у пластичных видов, таких, как некоторые моллюски. Дэлл (1898) дал чрезвычайно яркое описание всех вариаций, которые он обнаружил при изучении устрицы (*Crassostrea virginica* Gmelin):

Данные о признаках, зависящих от места, где находится моллюск, можно частично суммировать следующим образом: если особь растет в спокойной воде, она склонна принимать более округлую и широкую форму, подобно одиноко стоящему дереву в сравнении с его родичами, растущими в густом лесу. Если она растет в приливно-отливной зоне или в зоне сильного течения, створки становятся узкими и продолговатыми и обычно также совершенно прямыми. Особи, перенесенные с одного места на другое, немедленно изменяли характер роста, так что эти факты можно считать твердо установленными. Если особи тесно скучены на одном рифе, то продолговатая форма становится неизбежной в силу борьбы за существование, но при этом раковины вместо прямой приобретают неправильную форму и более или менее сдавлены с боков. Если риф обсыхает при низком уровне воды в отлив, нижняя створка приобретает более углубленную вогнутую форму, вероятно вследствие необходимости удерживать больше воды в период отлива... Если устрица растет в чистой воде на камне или на раковине, которые несколько поднимают ее над уровнем грунта, то нижняя створка обычно углублена с более или менее резко выраженной радиальной ребристостью, в результате чего она приобретает большую прочность, которая не нужна, если она прикрепляется к совершенно гладкой поверхности, защищающей эту сторону раковины, подобно щиту. Вероятно, по той же причине устрицы, которые лежат на илстом грунте, когда створки лишь частично выступают из ила, реже бывают ребристыми. Если устрица прирастает к ветке, вертикальному корню мангрового дерева или к стволу горгонии, она обнаруживает тенденцию расширяться латерально в области замка и поворачиваться таким образом, чтобы дистальный край створок оказался как можно выше; при этом прикрепленная створка обычно довольно сильно углублена и ее полость часто простирается под край замка и за него, тогда как особи того же вида на гладкой поверхности приобретают овальную форму, глубина их створок мала и полости под замком нет.

У пресноводных улиток и двустворчатых моллюсков такие биотопические формы встречаются особенно часто. В верховьях рек, где температура воды ниже и течение быстрее, обитают иные формы, чем в нижнем течении, где вода теплее и течение медленнее. В районах, богатых известняками, раковины тяжелее и имеют иную форму, чем раковины, выросшие в водах, бедных известью. Эта зависимость определенных таксономических признаков от факторов внешней среды, как ни странно, совершенно упускалась из виду некоторыми исследователями раннего периода, что приводило к нелепой систематике. Шниттер (1922), который в значительной степени способствовал разъяснению ситуации, описывал эти нелепости следующим образом:

Последний шаг в дроблении видов пресноводных двустворчатых моллюсков Европы был сделан малакологами Бургинья и Локаром. На осно-

вани формы и очертаний раковины они разбили несколько хорошо известных видов на бесчисленное множество новых. Локар перечисляет только для Франции не менее 251 вида *Anadonta*. С другой стороны, двум моллюскам давали одно и то же название, если их раковины имели одинаковые очертания, даже если один происходил из Испании, а другой из Бретани. Нам трудно поверить, что этим авторам ни разу не пришлось в голову собрать большую серию в одном месте, изучить экземпляры, сравнить всех особей и отметить переходы между всеми этими формами. Столь же непонятно, как эти люди, проведя всю свою жизнь за сбором двустворчатых моллюсков, не видели корреляции между условиями среды и формой раковины.

Все эти «виды» *Anodonta* рассматриваются теперь как биотопические формы двух видов, и все другие названия были сведены в синонимы этих двух хороших видов.

Не всегда ясно, является ли данная биотопическая форма экотипом или микрогеографической расой. Иногда, чтобы решить этот вопрос, необходимо переселить эту форму на другое место или вырастить ее в лаборатории. В этом плане еще предстоит много работы.

**8А.3.2. Изменчивость, вызванная временными климатическими изменениями.** Некоторые животные, обладающие высокопластичным фенотипом, могут давать годовые классы, которые заметно отличаются от нормы вследствие необычных условий в год их появления на свет (засуха, холода, обеспеченность пищей и т. д.). Рыба данного годового класса может расти медленно или, напротив, иметь пропорции, свидетельствующие об исключительно быстром росте. В случае видов, чувствительных к такого рода воздействиям, выборки следует брать таким образом, чтобы компенсировать искажения, создаваемые этим фактором (Харрисон, 1959; Майр, 1963).

**8А.3.3. Изменчивость, определяемая хозяином.** Вариации, определяемые хозяином, у паразитов растений и животных представляют собой источник возможных таксономических ошибок, так как их нередко путают с микрогеографическими расами или симпатрическими видами. Эти вариации чаще всего представляют собой различия в размерах, но могут затрагивать и другие морфологические или физиологические признаки.

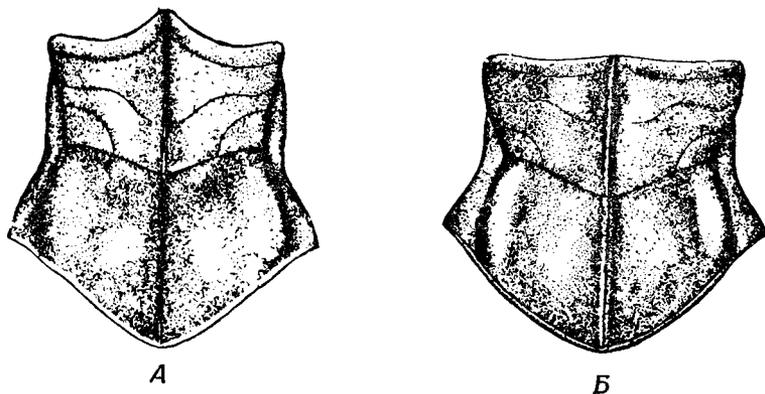
Джеролд (1921) сообщил, что наездник из семейства *Bracopidae* *Apanteles flaviconchae* Riley вьет белый кокон, если развивается в сине-зеленых гусеницах *Colias philodice* Godart, и золотистый кокон, если развивается в желто-зеленых гусеницах того же вида. Солт (1941) обнаружил, что у самцов другого наездника, *Trichogramma semblidis* Augivillius наблюдается тенденция к бескрылости, а также к другим изменениям, если они развиваются в яйцах веслокрылки *Stalis lutaria* (Fabricius) (Megaloptera); если же они вырастают на хозяевах-чешуекрылых, то таких изменений не происходит.

О трудностях иного рода сообщает Смит (1942). Он указывает, что оса *Habrolepsis rouxi* Comrège охотно паразитирует на красной щитовке, живущей на citrusовых, но неспособна к этому, если щитовка выращивалась на *Cycas*. Эта очевидная иммунизация насекомого растением-хозяином легко могла бы внести путаницу в выводы, основанные на использовании паразитов как таксономического признака.

Изменчивость, зависящая от хозяина, встречается не столь часто, как предполагали прежде. В последние годы оказалось, что многие так называемые расы по хозяину, описанные в литературе, являются в действительности видами-двойниками (Майр, 1963).

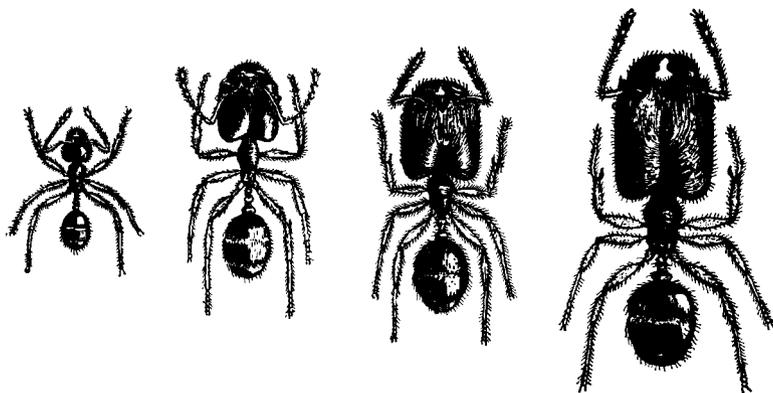
**8А.3.4. Изменчивость, зависящая от плотности популяции.** Скученность иногда порождает морфологическую изменчивость. Это нередко случается там, где скученность приводит к недостатку пищи. Однако изменчивость, зависящая от плотности популяции, не всегда связана с обеспеченностью пищей. Уваров, Кеннеди и другие показали, что стадные виды саранчи существуют в различных нестабильных биологических фазах (Кеннеди, 1956, 1961; Альбрехт, 1962). Эти фазы различаются по анатомии (фиг. 30), окраске и поведению, и их часто описывали как отдельные виды. Если только что вылупившиеся нимфы развиваются в условиях скученности, они большей частью дают стадную фазу; при меньшей скученности — промежуточную фазу; а если их изолировать и выращивать по одиночке — одиночную фазу. Фор (1943а, 1943b) сообщал о подобных фазах у двух видов совок (Lepidoptera) — *Laphygma exigua* (Hübner) и *L. Exempta* (Walker).

**8А.3.5. Аллометрическая изменчивость.** Аллометрический рост может привести к непропорциональному увеличению размеров не-



Фиг. 30. Морфологические различия между оседлым (А) и мигрирующим (Б) фенонами *Locusta migratoria* Linnaeus (Уваров, 1921).

Переднеспинка самки, вид со спины.



Фиг. 31. Аллометрическая изменчивость (по Уилеру, 1910).

Бесполое особи *Pheidole instabilis*, у которых можно видеть увеличение относительных размеров головы с увеличением абсолютных размеров тела.

которых структур по отношению к остальным частям тела. Если у индивидуумов некоторой популяции имеет место аллометрический рост, то у животных разных размеров будет наблюдаться аллометрическая (гетерогоническая) изменчивость. Это особенно хорошо заметно у насекомых. Подобной изменчивости подвержены такие структуры, как головы муравьев (фиг. 31), мандибулы жуков-оленей (*Lucanidae*), «рога» и грудь пластинчатоусых жуков, членики антенн трипсов и т. п. Неумение распознать природу таких вариаций привело к появлению большого числа синонимов.

Большей частью точные причины этой изменчивости неизвестны. У видов с непрерывным ростом это в сущности одна из форм возрастной изменчивости (8А.1). В некоторых случаях она имеет генетическую основу, и ее правильнее отнести в раздел 8Б.2. Однако у насекомых с полным превращением, у которых это явление встречается особенно часто, оно тесно связано с размерами, различия же в размерах в свою очередь, как полагают, вызываются различиями в обеспеченности пищей, вследствие которых личинка или нимфа претерпевает метаморфоз на разных стадиях роста. Последнюю сводку по аллометрии можно найти у Гулда (1966).

**8А.3.6. Нейрогенная (или нейрогуморальная) изменчивость окраски.** Нейрогенная или нейрогуморальная изменчивость — это изменения окраски у отдельных животных в соответствии с внешними условиями. Такие изменения обусловлены концентрацией или рассеиванием телец, содержащих пигмент и известных под названием хроматофоров. Этот тип изменчивости был впервые подробно изучен у хамелеона. Она спорадически встречается у низших животных, но лучше всего развита у ракообразных, головоногих моллю-

сков и холоднокровных позвоночных (круглоротых, акул, костистых рыб, амфибий и рептилий). Недостаток места не позволяет обсуждать этот специализированный тип изменчивости. Она подробно рассмотрена Фингерманом (1963), Гершем (1964) и Уорингом (1963).

#### **8А.4. Травматическая изменчивость**

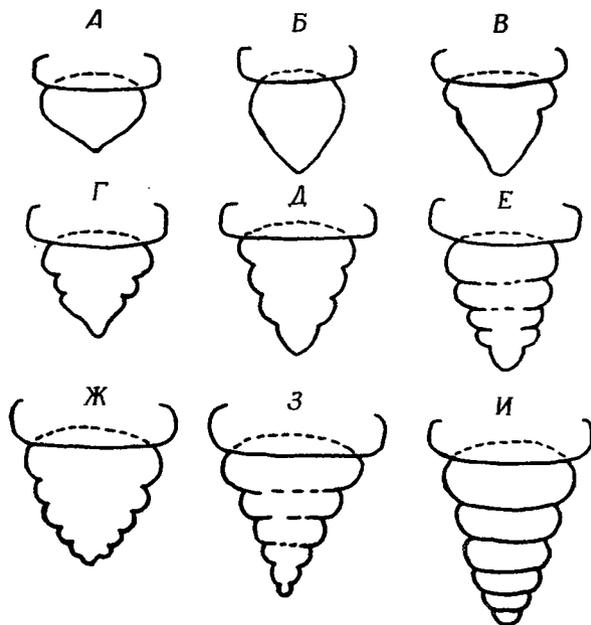
Травматическая изменчивость встречается с различной частотой в разных группах животных. Обычно аномальная природа этого типа изменчивости бывает очевидна, но в некоторых случаях она трудно уловима и может вводить в заблуждение.

**8А.4.1. Изменчивость, вызванная паразитами.** Помимо таких хорошо известных изменений, как вздутия, деформации и механические повреждения, паразиты могут вызывать заметные структурные модификации. Например, у пчел рода *Andrena* паразиты, принадлежащие к роду *Stylops*, часто вызывают уменьшение размеров головы, увеличение брюшка и изменение в пунктировке, опушении и в жилковании крыла. Часто они вызывают также появление интерсексов. Поскольку у *Andrena* четко выражен половой диморфизм, эти интерсексы не раз вызвали таксономическую путаницу и приводили к созданию синонимов. Правда, в одном случае (Линсли, 1937) стилопизированный интерсекс оказался полезным, так как позволил установить, что две формы пчел, описанные ранее как два разных вида, на самом деле представляют собой самца и самку одного вида.

Солт (1927) произвел наиболее полное исследование морфологических эффектов стилопизации у рода *Andrena*. У самок он обнаружил редукцию органов, служащих для сбора пыльцы, утрату анальных бахромок, изменение относительной длины члеников усиков, редукцию лицевых ямок, редукцию жала и придаточных органов, более бледную окраску вентрального опушения брюшка, угловатость щек и появление желтого рисунка на обычно темном наличнике. У самцов он отметил развитие длинных волосков, напоминающих собирательные кисточки самок, расширение первого членика задней лапки, изменение относительных размеров члеников усиков, исчезновение угловатости щек и части желтого рисунка на наличнике, появление намеков на лицевые ямки и уменьшение гениталий.

Некоторые резко отличные термиты-солдаты с Востока были отнесены к новому роду и виду *Gnathotermes aurivillii*. Позднее было показано, что эти модифицированные солдаты есть не что иное, как зараженные паразитами индивидуумы из колоний *Macrotermes malaccensis* (Haviland).

**8А.4.2. Изменчивость, вызванная случайными повреждениями, и тератологическая изменчивость.** Изменчивость, вызванная слу-



Фиг. 32. Различная степень сегментации (А—И) плеона самцов паразитического веслоногого рачка *Pleurocrypta porcellanae* (Бурдон, 1965).

Стадия И была первоначально описана как новый вид другого рода.

чайными повреждениями, обычно бывает обусловлена внешними воздействиями, хотя возможны и внутренние воздействия через гормональную систему или системы, регулирующие развитие. Внешние воздействия могут быть механическими, физическими или химическими. Такая изменчивость чрезвычайно разнообразна; у большинства животных ее легко идентифицировать, так как подверженные ей индивидуумы отклоняются от типа столь заметно, что распознаются как уроды, или же вследствие асимметричности повреждений или аномалий. Однако у тех форм, у которых развитие связано с метаморфозом, повреждения, возникшие на одной из ранних стадий, могут привести позже к аномалиям, которые нелегко распознать как таковые. Это особенно осложняет дело в тех случаях, когда аномалии затрагивают признаки, которые в норме имеют таксономическую ценность в рассматриваемой группе. Например, некоторые повреждения куколок у жуков могут приводить к симметричным аномалиям пунктировки, скульптуры покровов тела или сегментации придатков, а у бабочек — к симметричному изменению рисунка крыла. В большинстве случаев, однако, специалист без особого труда выявляет аномальную природу изменчивости даже в случае таких тонких отличий.

Тератологическая изменчивость была тщательно изучена и классифицирована Капп де Бейоном (1927) и Балазуком (1948). В их работах можно найти дальнейшие подробности и списки литературы по этому вопросу.

### 8А. 5. Посмертные изменения

Таксономист должен учитывать индивидуальную изменчивость еще одного типа. Во многих группах животных невозможно предотвратить посмертные изменения фиксированных экземпляров. Наиболее резкие изменения такого рода известны у птиц. Яркие оранжево-желтые перья райской птицы *Seleucidis ignotus* Forster в коллекциях выцветают и становятся белыми. Шкурки китайской сойки (*Kitta chinensis* Boddaert), оперение которой при жизни имеет зеленый цвет, в коллекциях становятся голубыми вследствие утраты летучего желтого компонента пигмента. Многие птицы, когда они только что добыты, имеют чисто серую или оливково-серую окраску, а при хранении становятся все более и более рыжеватыми („foxing“) вследствие окисления черного пигмента. Многие синонимы в орнитологии возникли в результате того, что только что добытый материал сравнивался со старыми музейными экземплярами.

Другие посмертные изменения возникают в результате химического воздействия фиксаторов или средств, служивших для умерщвления. Обычно такого рода изменения окраски возникают в тех случаях, когда насекомых, имеющих желтую окраску, например ос, слишком долго подвергают воздействию цианистого калия. При этом насекомые становятся ярко-красными, и до сих пор не найдено способа сделать эту реакцию обратимой, не повредив сами экземпляры.

Поэтому при описании экземпляров с быстро исчезающей окраской (кораллы, морские слизни и т. д.) важно описывать их окраску как можно подробнее, а еще лучше делать цветные фотографии или акварельные зарисовки. Это даст возможность точно описать живое животное.

### 8Б. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Все типы изменчивости, обсуждавшиеся в предшествующем разделе, фактически затрагивают или могут затрагивать внешний вид одной особи. Но наряду с этой ненаследственной изменчивостью существует значительная внутривидовая изменчивость, которая зависит прежде всего от различий в генетической конституции. Эту генетически обусловленную индивидуальную изменчивость можно несколько произвольно разделить на два класса.

### **8Б. 1. Изменчивость, связанная с полом**

Среди генетически определяемых вариаций внутри данной популяции многие связаны с полом. Эти вариации могут быть ограничены полом, т. е. проявляться только у особей одного пола. Они могут быть связаны с одним или другим полом каким-то иным образом или же могут затрагивать половые признаки или способы размножения. Ниже перечислены некоторые из этих вариаций.

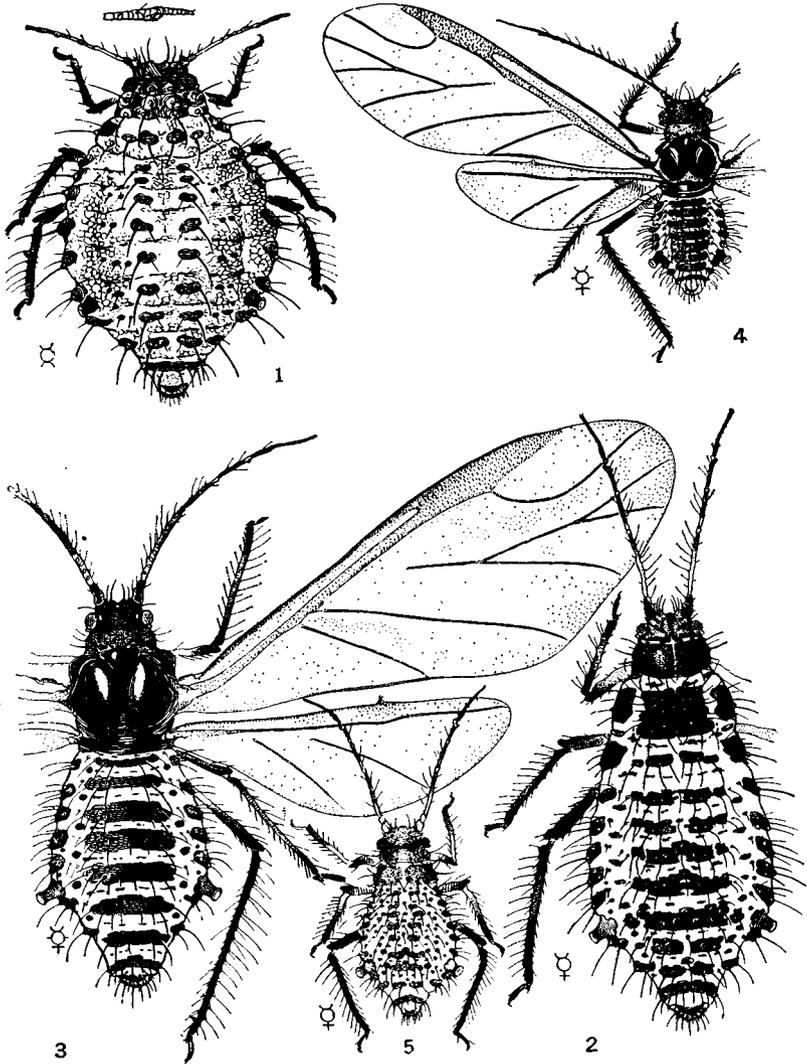
**8Б.1.1. Различия в первичных половых признаках.** Это различия, затрагивающие половые органы, используемые при размножении (гонады, гениталии и т. д.). Если особи разного пола по всем другим признакам вполне сходны, различия в первичных половых признаках редко оказываются источником таксономических ошибок.

**8Б.1.2. Различия во вторичных половых признаках.** В большинстве групп животных существует более или менее ясно выраженный половой диморфизм. Различия между самцом и самкой часто бывают очень резкими, как, например, у райских птиц, колибри и уток. Во многих случаях особи разного пола были первоначально описаны как разные виды и сохраняли этот статус, пока в результате тщательной работы натуралистов не были установлены их истинные взаимоотношения. Известным примером служит королевский попугай *Eclectus roratus* (Müller) из Папуасской области, у которого самец зеленый с оранжевым клювом, а самка красно-голубая с черным клювом; у этого попугая особи разного пола считались разными видами в течение почти 100 лет (1776—1873), пока натуралисты не доказали окончательно, что они принадлежат к одному виду.

Резко выраженный половой диморфизм особенно часто встречается у Hymenoptera. Самцы африканского муравья *Dorylus* настолько не похожи на других муравьев, что их долгое время рассматривали как представителей другого семейства. У ос-немок (Mutillidae) маленькая бескрылая самка и крупный крылатый самец различаются так сильно, что некоторые систематики используют для этих двух полов разную номенклатуру. Есть целые «роды», состоящие только из самцов или только из самок. Наилучший способ определить, какой самке «рода» *B* соответствует данный самец «рода» *A*, состоит в том, чтобы найти пару в момент копуляции или наблюдать за самкой в поле и поймать самцов, которых она привлекает. Если установлено, что *B* является самкой *A*, то иногда это дает возможность связать несколько других «видовых пар», принадлежащих к тому же роду, используя дополнительную информацию о распределении, встречаемости, окраске и т. д.

**8Б.1.3. Чередование поколений.** У многих насекомых существует чередование поколений, что создает большие затруднения. У орехо-

творок *Synips* бесполое поколение настолько сильно отличается от полового, что вошло в обычай давать им разные научные названия (Кинси, 1930). У тлей партеногенетические бескрылые самки



Фиг. 33. *Periphyllus californiensis* Shinji (Эсиг и Абернати, 1952).

1. Самка-основательница колонии. 2. Нормальная бескрылая партеногенетическая живородящая самка. 3. То же, крылатая форма. 4. Самая мелкая весенняя крылатая живородящая самка. 5. Самая мелкая весенняя бескрылая самка.

обычно отличаются от крылатых самок половых поколений (фиг. 33).

**8Б.1.4. Гинандроморфы и интерсексы.** Гинандроморфы — это особи, у которых одна часть тела несет мужские признаки, а другая — женские. Так, правая и левая половины тела одной и той же особи могут быть разного пола, или же верхняя часть тела может быть одного пола, а нижняя — другого, или же половые признаки могут быть распределены мозаично. В последнем случае иногда возникают симметричные варианты. Обычно гинандроморфы легко опознаются как таковые и редко создают путаницу. Гинандроморфизм возникает в результате неравномерного распределения хромосом, и особенно половых хромосом.

В отличие от гинандроморфов у интерсексов наблюдаются признаки, промежуточные между признаками самца и самки. Принято считать, что интерсексы возникают в результате нарушения баланса между генами мужской и женской тенденций. Это нарушение может произойти в результате каких-то нарушений нормального хода оплодотворения или митоза или же оказаться следствием физиологических нарушений, связанных с паразитизмом. Интерсексы особенно часто встречаются в популяциях межвидовых гибридов или гибридов между подвидами. Они были изучены наиболее детально у *Lymantria* (Гольдшмидт, 1933), но хорошо известны и у многих других животных.

## **8Б.2. Индивидуальная изменчивость, не связанная с полом**

Под этой рубрикой описывают внутривидовую изменчивость, не ограниченную полом и не затрагивающую в первую очередь половые признаки.

**8Б.2.1. Непрерывная изменчивость.** Наиболее обычным типом индивидуальной изменчивости является изменчивость, обусловленная мелкими генетическими различиями между особями. В популяции животных, размножающихся половым путем, нельзя найти двух особей (за исключением однояйцевых близнецов), совершенно тождественных генетически или морфологически. Установление этого факта — одно из выдающихся достижений популяционной генетики. Различия между особями в общем невелики и обычно их трудно обнаружить без помощи специальных методик.

Исследование непрерывной изменчивости — одна из основных задач таксономиста. В настоящее время всем ясно, что не существует такой особи, которая по своим признакам может считаться «типичной» для данной популяции. Только статистические характеристики всей популяции позволяют получить о ней верное представление (8В). Образцом исследования изменчивости служит

работа Силендера и Джонстона (1967), основанная на изучении 2877 шкурок домового воробья (*Passer domesticus*).

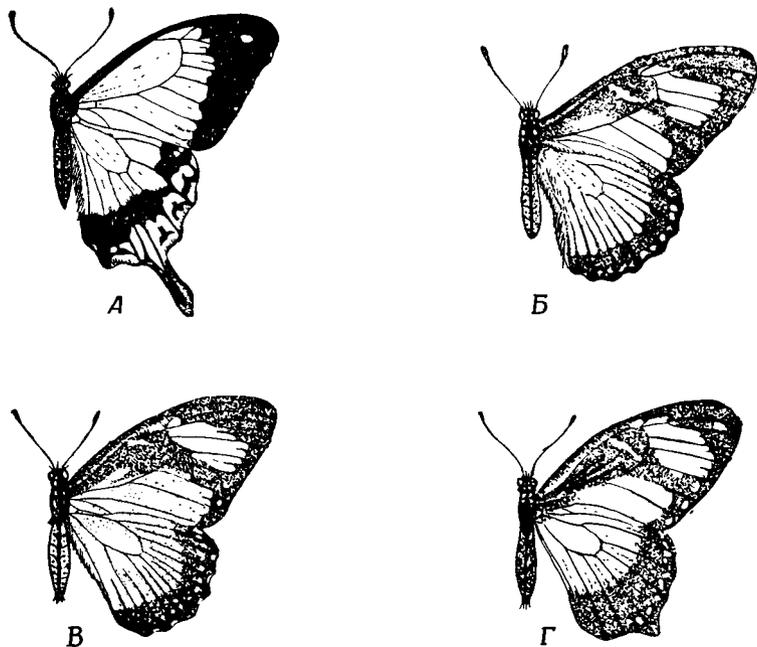
В пределах одной популяции разные признаки могут обнаруживать разную степень изменчивости. Подобным же образом родственные виды в разной степени подвержены изменчивости. Не всегда ясно, почему один вид более изменчив, а другой менее. Таксономист, у которого имеется адекватный материал по какому-то одному виду не должен делать поспешных выводов относительно изменчивости родственных видов.

Некоторые систематики раннего периода сильно недооценивали индивидуальную изменчивость во многих родах животных. Виды улиток рода *Melania* (пресноводные и солоноватоводные) были описаны главным образом на основании признаков раковины (наличие или отсутствие шипов и диагональных и спиральных ребер). Однако у видов *M. scabra*, *M. rudis* и *M. costata* встречаются экземпляры с шипами и без шипов, у вида *M. granifera* — скульптурированные и гладкие экземпляры и т. д. При ревизии этого рода было обнаружено, что не менее 114 «видов» представляют собой на самом деле индивидуальные варианты и должны быть сведены в синонимы других видов (Рих, 1937).

**8Б.2.2. Прерывистая изменчивость (полиморфизм).** Различия между особями одной популяции обычно невелики и связаны между собой полным рядом переходов (интерградация). У некоторых видов, однако, членов одной популяции можно сгруппировать в несколько четко определенных классов по наличию тех или иных очень заметных признаков. Такая прерывистая индивидуальная изменчивость называется *полиморфизмом*. Нередко полиморфизм контролируется одним геном, наследуемым в соответствии с простыми менделевскими правилами.

В разных группах животных полиморфизм выражен в различной степени. Хорошо известным примером генетического полиморфизма служит пятнистость божьих коровок (*Coccinellidae*), а также индустриальный меланизм бабочек. Полиморфизм имеет большое биологическое значение, так как он свидетельствует о различной селективной ценности признаков, которые кажутся нейтральными. Более подробное обсуждение полиморфизма можно найти у Форда (1965, 1966) и у Майра (1963). Практическое значение полиморфизма для таксономиста заключается в том, что он привел к описанию многих так называемых «видов», которые на самом деле представляют собой всего лишь полиморфные варианты (морфы). В одной лишь орнитологии около 100 видовых названий было дано полиморфным вариантам. Установление их истинной природы привело к значительному упрощению таксономии.

Пожалуй, самые эффектные примеры полиморфизма наблюдаются у *Lepidoptera*, в частности у некоторых видов дневных бабочек. Например, у обыкновенной люцерновой желтушки *Colias eurytheme*



Фиг. 34. Миметический полиморфизм в комплексе *Papilio dardanus* (Элтрингем, 1910; по Гольдшмидту, 1945).

А. Самец *sepa*, а также основной тип немиметической самки; основной цвет — желтый. Б. Немиметическая самка *dionysus*; основной цвет передних крыльев — белый, задних — желтоватый. В. Миметическая самка *trophonissa*; основной цвет передних крыльев — белый, задних — коричневатый. Г. Миметическая самка *hippосооn*; основной цвет — белый.

(Boisduval) имеются две резко различные формы самок, одна из которых имеет оранжевую самцовую окраску, а другая — в основном белая. Наиболее сложные случаи ограниченного полом полиморфизма, которые были изучены генетически, — это примеры миметического полиморфизма у африканских парусников рода *Papilio*. Помимо того, что между аллопатрическими популяциями по всей Африке обнаружены четкие подвидовые различия, связанные с различиями между видами бабочек, которых парусники имитируют, мы находим внутри одной популяции несколько различных форм самок. Так, в западной Африке можно обнаружить в одной и той же популяции *Papilio dardanus* Brown одну форму самцов и пять форм самок, три из которых имитируют разных бабочек, принадлежащих к семействам *Danaidae* и *Nymphalidae* (см. табл. 6 и фиг. 34).

Наиболее примечательная черта этого полиморфизма состоит в том, что, хотя разные формы столь различны, что напоминают представителей трех разных семейств *Lepidoptera*, эксперименты

Таблица 6

МИМЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ У ЗАПАДНОАФРИКАНСКОГО  
*PAPILIO DARDANUS* BROWN  
 (Гольдшмидт, 1945)

Самки	Немиметические самки	Миметические самки	Модели
Типичный <i>dardanus</i>	Основной тип самки сходен с самцом	<i>hippocoön</i> Fabricius	<i>Amauris niavius</i> Linnaeus
	<i>dionysus</i> Double-day et Hewitson	<i>trophonissa</i> Aurivillius	<i>Danaus chrysippus</i> Linnaeus
		<i>niobe</i> Aurivillius	<i>Bematistes tellus</i> Aurivillius

по скрещиванию показали, что все эти различия обусловлены несколькими менделевскими генами. Другой известный пример представляет *Pseudacraea eurytus* Linnaeus (Карпентер, 1949).

## 8В. СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

### 8В. 1. Таксономия и элементарные статистические характеристики

Начинающему может оказаться полезным обсуждение некоторых избранных терминов и элементарных методов статистического анализа, повседневно используемых в таксономии. Мы не считаем, что это обсуждение может заменить специальную литературу. Чтобы узнать, как вычислять стандартные отклонения или коэффициенты регрессии, следует обратиться к книге Симпсона, Роэ и Левонтина или к более специальным пособиям<sup>1</sup>.

Замена типологического мышления мышлением в популяционных категориях оказала глубокое влияние не только на концепции таксономии, но и на ее методы. Рассмотрение таксонов как популяций и совокупоностей популяций автоматически порождало статистический подход. Таксономист имеет дело с выборками из естественных популяций и может давать оценки характеристикам этих популяций только с помощью статистических показателей.

Количественный анализ значительно увеличивает точность описания. Подлинные результаты измерений серии экземпляров

<sup>1</sup> На русском языке см., например, Рокицкий П. Ф. «Биологическая статистика», изд. 2-е, изд-во Вышэйш. Школа, Минск, 1967. — Прим. ред.

гораздо более полезны, чем лишенное смысла выражение «средние размеры». Если сказать «гребешок с семью зубчиками», то это будет гораздо точнее, чем сказать просто «гребешок имеется». Подобная точность приобретает еще большее значение, когда родственные виды отличаются не по наличию или отсутствию некоторого признака, а скорее по его абсолютным или относительным размерам или же численному значению. При сравнении двух популяций или двух других таксонов никогда нельзя делать твердых выводов о степени различия между ними, пока не установлена степень изменчивости в пределах каждого из сравниваемых таксонов.

К статистическим методам следует прибегать всякий раз, когда они могут помочь таксономическому анализу. Однако их не надо использовать в чисто декоративных целях. Иногда публикуются таксономические работы с применением в высшей степени сложных статистических методов, ничего не дающих для таксономического анализа. В подобных случаях выполнение расчетов — лишь напрасная трата времени. Статистика не может улучшить разнородные исходные данные или ненадежные измерения. Самый простой метод получения желаемой информации всегда является наилучшим.

Детальное рассмотрение основ статистики и применения различных статистических методов не входят в задачи данного руководства. Есть много превосходных пособий. Наилучшее для целей таксономиста-зоолога — «Количественная зоология» Симпсона, Роэ и Левонтина (1960). Прекрасный биометрический анализ остракод Нигерии, выполненный Рейментом (1960, 1963), может служить хорошим введением в использование новых методов, особенно многомерного анализа. Сил (1964) дает описание некоторых более сложных методов многомерного анализа. Применение статистических методов в палеонтологии описано Миллером и Каном (1962). Появление вычислительных машин значительно облегчило использование многих более сложных методов. В настоящее время имеются программы для вычислительных машин, позволяющие применять многие методы, которых прежде избегали из-за объема связанных с ними вычислений (см. также Сокал, 1965).

С помощью статистических методов никогда нельзя автоматически получить ответы на вопросы, касающиеся таксономической оценки. В этом отношении ситуация здесь совершенно иная, чем в экспериментах, когда исследователя часто удовлетворяет простой ответ «да» или «нет» на вопрос о том, приводит ли изменение условий эксперимента к «значимому» отличию от контрольной серии.

Однако статистический анализ может дать нам важную информацию о природе наших данных. Как показывает опыт, морфологические измерения обычно дают нормальное распределение. При сильном отклонении распределения от нормального необходимо

исследовать материал и установить, не является ли он «разнородным» и нет ли в нем систематической ошибки смещения (см. руководство по статистике). Статистический анализ может также помочь нам определить вес, который следует приписывать тому или иному признаку. Признакам, подверженным сильной изменчивости или же некоторым признакам, тесно коррелированным с другими признаками, придается низкий вес при классификации.

*Чего не может статистика.* Статистика — это не панацея. Она не может решать за нас таксономические проблемы. Статистические методы не могут сказать, принадлежат ли два фенона к одной и той же популяции или нет; принадлежат ли две аллопатрические популяции к одному или к двум разным видам; являются ли два симпатрических фенона индивидуальными вариантами или симпатрическими видами. Репродуктивная изоляция (критерий вида) и степень морфологического различия не всегда тесно коррелируют. Виды-двойники могут быть почти идентичны морфологически, тогда как внутривидовые варианты и подвиды часто резко различаются. Таксономист должен иметь в виду, что статистическая «значимость» не обязательно совпадает со значимостью биологической или по крайней мере таксономической.

**8В.1.1. Выборки и взятие выборок.** Исследовать всю естественную популяцию можно лишь в редких случаях, если это вообще возможно. Систематику приходится довольствоваться выборкой, пытаясь воссоздать по ней свойства популяции, из которой эта выборка была взята. Выборка, на основании которой можно делать надежные заключения, должна быть однородной, адекватной и случайной (Кохран, 1953).

Неоднородную выборку часто можно разбить на несколько однородных выборок меньшего объема, разделив особей по возрасту, полу, месту сбора или по другим факторам, обусловившим неоднородность. При разделении выборки следует стараться избежать смещения (см. ниже). Однородность особенно важна при сравнительных исследованиях, поскольку сравнение выборок, различающихся по своим компонентам, неправомерно.

Выборка не должна быть смещенной, т. е. метод взятия выборки должен быть таким, чтобы варианты рассматриваемых признаков встречались в выборке с такой же частотой, как и в популяции в целом. Ископаемые остатки, например, иногда захороняются в зависимости от размеров, и выборка, взятая из одного такого размерного класса, не является несмещенным (адекватным) отображением популяции, из которой она взята. Коллекторы иногда обращают основное внимание на необычные экземпляры и тем самым вносят смещение. Между тем они должны принимать те же предосторожности для обеспечения случайности взятия выборок, что и экспериментаторы, и уделять соответствующее внимание изменчивости, обусловленной местом сбора, временем года и време-

нем суток. Никогда не следует отбрасывать часть коллекции и сохранять только те экземпляры, которые кажутся или типичными или особенно интересными вследствие их нетипичности. В полиморфных популяциях следует особенно стараться собирать экземпляры в соответствии с их истинной частотой в популяции. Чтобы уменьшить смещение при коллектировании, часто целесообразно использовать несколько различных методов сбора в одной и той же местности.

Что считать «адекватной» выборкой, зависит от природы исследуемого таксона и от цели исследования. В случае ныне живущей кистеперой рыбы *Latimeria* выборка, состоящая из одного экземпляра, оказалась адекватной для доказательства того, что это новый вид и род одного из классов позвоночных, который, как полагали, вымер более чем 70 млн. лет назад. В некоторых группах животных диагностические видовые признаки хорошо выражены у особей только одного пола, и описание нового вида невозможно, если вся коллекция состоит лишь из представителей другого пола. При исследовании политипических видов необходимо сравнивать выборки из разных популяций, которые иногда различаются только по количественным признакам. При таких исследованиях большие выборки совершенно необходимы. Необходимы они также и при исследовании изменчивости полиморфных видов. В качестве общего правила можно сказать, что адекватная выборка — это выборка, которая позволяет достаточно обоснованно оценить общую изменчивость вида. В тех случаях, когда изученность данной группы достигла такого уровня, что таксономический анализ направлен главным образом на исследование индивидуальной и географической изменчивости видов, выборки непременно должны быть большими. Знание внутривидовой изменчивости необходимо не только таксономисту, но и каждому, кто занимается биологией видов. Эволюционист в особенности, но также эколог и биолог-популяционист заинтересованы в выяснении природы и степени внутри- и межпопуляционной изменчивости видов.

**8В.1.2. Измерения и подсчеты.** Статистическому анализу могут быть подвергнуты только количественные данные. В связи с этим особенно важными становятся признаки, которые можно сосчитать или измерить. Меристические признаки (например, число колючек, чешуй или лучей плавника) позволяют достигнуть большей точности, чем измерения. Поэтому им отдают предпочтение везде, где это возможно, например в систематике иглокожих, рыб и рептилий. Симпсон, Роэ и Левонтин сформулировали различные требования, предъявляемые к хорошим измерениям. Особенно важно, чтобы измерения были стандартизированы (относились к четко указанному расстоянию) и точны. Например, длину клюва у птиц можно измерять: 1) от ноздри до конца; 2) от начала оперения до конца или 3) от лба до конца. Наблюдения показали, что первый промер

может быть сделан очень точно, но не соответствует полной длине клюва; третий может быть сделан довольно точно у всех птиц с крутым лбом; а второй редко удается сделать сколько-нибудь точно. Следовательно, для одних родов птиц надо предпочесть третий промер, для других — первый. В этом, так же как во всех подобных случаях, в записях следует указать, какой именно из нескольких возможных промеров был выполнен.

Взятие множества промеров для больших серий экземпляров занимает очень много времени. На помощь исследователю начинает приходиться автоматизация, в частности автоматическая запись результатов измерений (Гарн и Хелмрих, 1967).

Лишь в редких случаях можно предвидеть, какой из серии возможных промеров окажется наиболее важным при сравнении нескольких выборок, и поэтому рекомендуется делать все промеры, которые могут пригодиться. Последующий анализ покажет, что многие из этих промеров не выявляют значимых различий или же только дублируют другие данные. Ввиду больших расходов, связанных с публикацией, такие избыточные данные публиковать не следует. Их следует хранить в архивах общественных учреждений, музеев или библиотек, где они доступны для других исследователей. При измерении серии экземпляров, имеющей большое значение, или при измерении экземпляров до того, как метод измерения полностью стандартизирован, следует производить каждый промер по нескольку раз. Повторные серии измерений следует проводить в разные дни и записывать на новых листах. По окончании измерений нужно сравнить разные серии измерений и осреднить. Особенно сильно отклоняющиеся измерения следует проверить с тем, чтобы исключить возможность ошибок в методике измерения или в записи.

**8В.1.3. Измеримые признаки.** Очень важным промером является обычно общая длина, особенно если она используется в качестве основного параметра при вычислении отношений и пропорций. В каждом случае следует точно указать, что подразумевается под *общей длиной*. Измеряется ли она до или после фиксации? Включает ли она придатки головы и хвост? Наиболее удовлетворительные результаты измерение общей длины дает у жуков и у других жестких, покрытых панцирем животных. У птиц длина крыла (т. е. длина самого длинного из маховых первого порядка) значительно менее изменчива, чем общая длина, измеренная на убитой птице. В известных случаях при расчете аллометрических отношений общую длину можно заменить корнем кубическим из веса. Длина тела, т. е. общая длина за вычетом длины хвоста, обычно служит более точной мерой величины особи, чем общая длина.

Почти в каждой группе животных используются разные промеры. У млекопитающих, например, измеряют длину тела и длину

хвоста, а также длину ступни задней ноги и уха и берут различные промеры черепа. У птиц обычно измеряют крыло, хвост, клюв и плюсну. У большинства насекомых следует измерять не только длину, но и ширину и давать формулы строения усиков и лапок. Эти данные должны фиксироваться всегда, независимо от их непосредственной диагностической ценности. Для отдельных таксономических групп принято проводить особые измерения, такие, как длина хоботка *Hemiptera*, длина крыльев у некоторых *Diptera* и т. д. Важно давать измерения в соответствии с системой, принятой для исследуемой группы, и представлять их в стандартной последовательности, так как это весьма существенно при сравнительных исследованиях.

**8В.1.4. Техника измерения.** В настоящее время в зоологии все измерения всегда даются в метрической системе. Однако во многих описаниях, сделанных в XIX в., используются дюймы и линии (одна линия равна  $\frac{1}{12}$  дюйма), поэтому ниже приведена таблица перевода линий в миллиметры.

1 линия = $2,11 \frac{2}{3}$ мм	7 линий = $14,81 \frac{2}{3}$ мм
2 линии = $4,23 \frac{1}{3}$ мм	8 линий = $16,93 \frac{1}{3}$ мм
3 линии = 6,35 мм	9 линий = 19,05 мм
4 линии = $8,46 \frac{2}{3}$ мм	10 линий = $21,16 \frac{2}{3}$ мм
5 линий = $10,58 \frac{1}{3}$ мм	11 линий = $23,28 \frac{1}{3}$ мм
6 линий = 12,7 мм	12 линий = 25,4 мм

Для животных разных групп используются различные измерительные инструменты. При измерении большинства крупных животных обычно пользуются миллиметровой линейкой (часто штангенциркулем) и циркулем (кронциркулем), а при измерении микроскопических объектов — окуляр-микрометром. Он может иметь мелкие или более крупные деления, нанесенные в виде линейной шкалы или в виде сетки. Деления переводят в метрическую систему, используя объект-микрометр.

Иногда полезны проекционные устройства, такие, как микропроектор. С помощью таких устройств экземпляры можно зарисовать по их проекции и различные их части можно затем измерить в увеличенном виде. Этот метод особенно полезен для определения относительных размеров и углов. Следует стараться избегать ошибок, связанных с искажением трехмерного объекта в двумерной проекции.

Что касается точности, важно выполнять измерения с тем числом десятичных знаков, которое необходимо, но не тратить силы

в бессмысленном стремлении к точности (например, указывать, что рост некоего человека равен 176,583 см).

Но как же установить необходимую в каждом случае степень точности? Рекомендуемая единица измерения — одна двадцатая разности между наибольшим и наименьшим значениями, если имеется адекватная серия. Таким образом, если величина промера варьирует от 10 до 12 мм, следует производить измерения с точностью до 0,1 мм, если она варьирует от 40 до 50 мм — с точностью до 0,5 мм. Если величина промера варьирует от 70 до 90 мм, нет нужды фиксировать доли миллиметра. Если дроби округляют, то их следует всегда округлять до ближайшего целого числа, а 0,5 — до ближайшего четного числа. Если при измерении учитываются дробные значения, следует избегать смещения к целым числам.

**8В.1.5. Запись результатов измерений.** Если производится большое число измерений, то рекомендуется записывать результаты на специальных листах. Если имеются адекватные выборки, результаты по каждой выборке следует записывать на отдельном листе. Данные по каждому экземпляру должны заноситься по отдельности: полевой или музейный номер (если таковой имеется), возраст и пол, а затем различные измерения в отдельных колонках. Если позволяет место, на тех же листах можно записать отношения промеров.

Важными признаками в таксономии буквально всех животных служат различия в окраске. Для того чтобы дать объективные оценки цвета и точно выразить их в длинах волн селективно отраженного света (гл. 10), используется разнообразная аппаратура. Полученные таким образом данные можно подвергнуть статистическому анализу.

## **8В.2. Статистические характеристики выборки из популяции**

Начинающий часто спрашивает: «Какие статистические характеристики я должен использовать?» В случае одного признака (одномерный анализ) двумя основными статистическими показателями служат средняя арифметическая  $M$  и дисперсия  $V$  (или квадратный корень из дисперсии, называемый *средним квадратическим отклонением* и обозначаемый  $SD$ ). Зная эти две величины, можно рассчитать большую часть остальных статистических характеристик.

Если представить графически результаты анализа достаточно большой выборки, то обычно оказывается, что получившаяся в результате кривая распределения соответствует кривой так называемого *нормального распределения* (см. руководства по статистике). Причина, по которой изменчивость большей части биологических признаков имеет нормальное распределение, состоит,

вероятно, в том, что эти признаки зависят от большого числа генетических факторов, каждый из которых оказывает позитивное или негативное влияние на фенотип признака. Например, буквально сотни генов приводят к увеличению размеров тела и столько же других — к уменьшению. Вероятность того, что какая-либо особь будет иметь только «плюс-гены» или только «минус-гены» чрезвычайно мала; в генотипе большинства индивидуумов существует известное равновесие между генами с противоположными тенденциями. Именно поэтому у большинства особей признаки относительно близки к среднему для популяции значению.

**8В.2.1. Среднее квадратическое отклонение (SD).** Среднее квадратическое отклонение служит мерой изменчивости выборки. Чем больше разброс отдельных значений по отношению к средней величине, чем более «уплощена» кривая, тем больше среднее квадратическое отклонение. Зная величину SD популяции, можно предсказывать пределы изменчивости, поскольку в случае нормального распределения интервал

$M \pm 1SD$  содержит 68,27% популяции,

$M \pm 2SD$  содержит 95,45% популяции,

$M \pm 3SD$  содержит 99,73% популяции.

Поскольку в настоящее время везде имеются вычислительные устройства для вычисления средних квадратических отклонений, обычно используются машинные методы.

**8В.2.2. Коэффициент вариации (coefficient of variability).** Численное значение SD имеет смысл только по отношению к средней величине признака в той же выборке. Если  $SD=2$ , то при средней, равной 120, это указывает на крайне низкую изменчивость, а при средней, равной 8, — на очень высокую изменчивость. Чтобы можно было сравнивать степени изменчивости разных видов, рекомендуется вычислять коэффициент вариации (CV). Он выражает среднее квадратическое отклонение в процентах средней:

$$CV = \frac{SD \cdot 100}{M}.$$

Численное значение CV зависит от измеряемого признака и от рассматриваемой таксономической группы. Значения CV различны для меристических признаков, линейных измерений и отношений. Для числа глаз (меристический признак) у человека CV фактически равен нулю; для роста человека (даже в гомогенной выборке) CV больше 4. Величина CV часто служит чувствительным индикатором однородности выборки. Если, например, CV некоторого статистического показателя в серии выборок равен примерно 4,5, а в одной выборке равен 9,2, такую выборку надо исследовать повторно. Вероятно, в эту выборку попали особи вида-двойника,

экземпляры, пол которых неверно определен, или какие-либо другие чужеродные компоненты. В зонах вторичной интерградации между подвидами часто наблюдается резкое увеличение CV. Вычисление CV особенно полезно при исследовании сравнимых выборок одного вида из разных районов или при сравнении изменчивости различных переменных в одной и той же выборке. Хотя коэффициент вариации широко используется таксономистами, у него имеется большой недостаток: не существует статистических тестов для сравнения разных значений CV. Поэтому Левонтин (1966) вслед за другими авторами предложил использовать вместо CV дисперсию (или среднее квадратическое отклонение) логарифмов измерений. Эта мера характеризует самую изменчивость, будучи инвариантна при умножении; тем самым не имеет значения, какие используются единицы измерения (метрические или неметрические). Для значений CV, меньших 30 (с которыми чаще всего имеют дело в таксономии), возможен упрощенный подход: в этом случае квадрат CV равен дисперсии натуральных логарифмов (по основанию  $e$ ) и его можно использовать в статистических тестах.

**8В.2.3. Линейные измерения.** Абсолютные размеры всего тела или отдельные измерения его частей у половозрелых млекопитающих и особенно птиц замечательно постоянны.

Для серии из 49 половозрелых самцов и 29 половозрелых самок зимородка *Halcyon chloris pealei* Finsch et Hartlaub с острова Ту-туила (о-ва Самоа) были получены измерения и коэффициенты вариации, представленные в табл. 7. У тщательно измеренных особей из однородных выборок половозрелых птиц CV длины крыла обычно варьирует от 1 до 2,5 и редко бывает больше 3. У млекопитающих CV линейных измерений обычно варьирует от 4 до 10, иногда от 3 до 4.

Таблица 7

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗМЕРЕНИЙ ВЫБОРКИ *HALCYON CHLORIS PEALEI*  
С ОСТРОВА ТУТУИЛА

Признак	N	Пределы вариации	Средняя	SD	CV
Половозрелые самцы					
Крыло	49	94,0—101,0	97,48	1,71	1,75
Хвост	49	63,5—69,5	66,44	1,33	2,00
Клюв	49	31,0—39,0	34,46	1,56	4,54
Половозрелые самки					
Крыло	29	95,5—102,5	98,86	0,88	0,90
Хвост	29	64,0—72,0	67,62	1,56	2,29
Клюв	28	33,5—37,5	35,20	0,95	2,69

У насекомых, достигающих стадии имаго после линьки или метаморфоза, можно было бы ожидать малых CV для линейных измерений, поскольку после затвердения склеротизированного наружного скелета дальнейшего роста у них не происходит. Однако окончательный размер имаго до некоторой степени зависит от условий питания личинок или нимф, так что обычно наблюдается значительная изменчивость по этим признакам. У всех животных, продолжающих расти в течение всей жизни, таких, как рыбы и змеи, линейные размеры крайне изменчивы, не говоря уже о таких формах, как кораллы и мшанки. В подобных случаях использование средних значений и коэффициентов вариации довольно бессмысленно, а полезные для таксономических сравнений статистические характеристики могут быть получены с помощью двумерного и многомерного анализа, в частности множественного регрессионного анализа.

**8В.2.4. Меристические признаки.** Если такие признаки, как число сегментов, чешуй, шипов или щетинок, варьируют, мы говорим о *меристической изменчивости*. Некоторые меристические признаки исключительно постоянны, как, например, число глаз у млекопитающих; другие бывают подвержены большей или меньшей изменчивости, которая обычно характерна для данного вида. Примерами служат число чешуй у змей или лучей плавников у рыб. Меристические признаки не всегда строго дискретны, особенно в начале или в конце одной серии, так что их численное значение иногда приходится определять несколько произвольно.

Величина CV для большинства меристических признаков меньше, чем CV для линейных измерений, и потому сравнивать коэффициенты вариации для признаков этих двух типов недопустимо. Можно лишь сравнивать более или менее эквивалентные серии данных, например коэффициенты линейных измерений с коэффициентами других линейных измерений, отношения с отношениями и т. д.

**8В.2.5. Отношения.** Обсуждавшиеся до сих пор статистические характеристики относились к изменчивости абсолютной величины отдельных признаков. Однако в таксономии форма и пропорции нередко имеют большее значение, чем абсолютный размер. Поэтому отношения двух промеров или двух частей тела часто дают больше информации, чем линейные измерения. Целесообразнее всего представлять такие отношения в виде формулы, которая выражает меньшую величину в процентах большей:

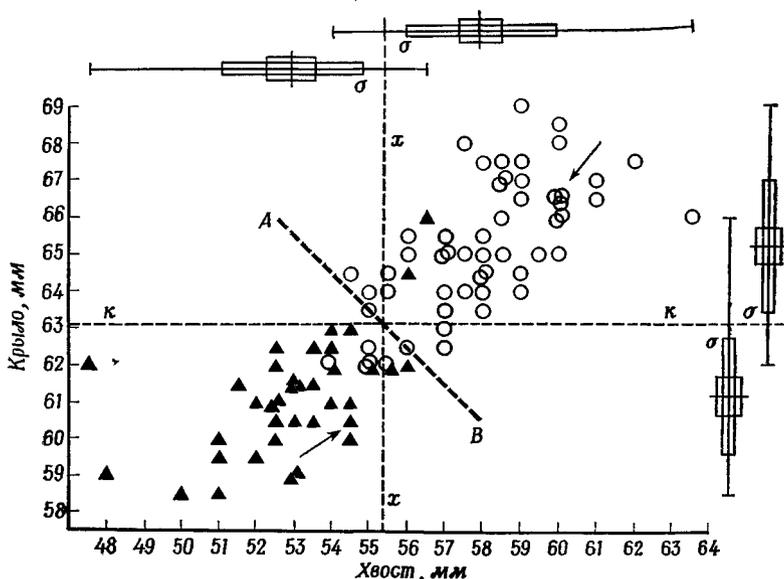
$$R(\text{отношение}) = \frac{s \cdot 100}{l},$$

где  $s$  — меньшая из двух величин, а  $l$  — большая. Обычно используются отношения длины головы к длине тела (без головы), длины хвоста к длине тела, ширины черепа к его длине и т. п. Такие от-

ношения можно быстро вычислить с помощью логарифмической линейки. Если  $R$  близко к 100, то может случиться, что в некоторых выборках  $s$  будет больше, чем  $l$ . Очевидно, что в таких случаях  $s$  и  $l$  не следует менять местами, даже если  $R$  окажется больше 100.

Отношения наиболее наглядно можно представить в форме диаграмм разброса, на которых одна величина откладывается по оси абсцисс, а другая по оси ординат (фиг. 35).

Желая определить относительные размеры какого-либо органа или придатка, важно избрать соответствующий стандарт для сравнения. Например, относительная ширина головы у насекомых вычисляется по отношению к длине головы (без хоботка). Относительная длина хвоста у птиц обычно вычисляется по отношению к длине крыла (как показателю общего размера). Однако крыло не может служить точным показателем общих размеров у мигрирующих птиц и у хороших летунов, а также у некоторых птиц, использующих крыло при ухаживании. У таких видов лучшей мерой может быть корень кубический из веса тела. Если величина придатка относится к целому, как, например, длина хвоста к длине тела, то придаток не следует включать в целое; за «целое» следует принимать длину туловища без хвоста.



Фиг. 35. Разделение двух подвидов *Parus carolinensis* на основании длины крыла и длины хвоста (Ланк, 1952).

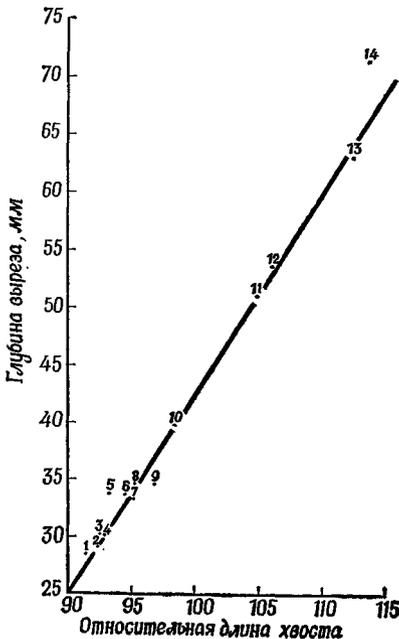
Треугольники — самцы *agilis* (выборки I и J); кружки — самцы *atricapilloides* (выборки M, N и O); AB — линия наилучшего разделения.

Любое отношение имеет скрытый типологический смысл, так же как и средняя. Поэтому было бы неправомерно вычислять соотношения промеров в тех случаях, когда выборка очень неоднородна по возрасту и размерам или если разные сравниваемые части тела обнаруживают аллометрический рост. При этом лучше произвести *регрессионный анализ* и в случае аллометрического роста представить изменчивость графически в логарифмической шкале. Хорошие линейные зависимости иногда получаются при графическом сопоставлении абсолютного размера с относительной величиной какой-либо части тела (фиг. 36).

В случае отношений и регрессий мы сравниваем две переменные. Если же мы имеем дело одновременно с более чем двумя переменными, мы должны использовать какой-либо метод многомерного анализа.

**8В.2.6. *t*-Критерий.** Это наиболее удобный статистический метод, позволяющий определить, является ли различие между двумя выборками «значимым». В тех случаях, когда используется многомерный анализ, соответствующий критерий называется  $T^2$ -критерием.

**8В.2.7. Сравнение частот.** Таксономисту часто приходится определять, одинакова ли частота двух морф (или других вариантов) в двух или более популяциях. Если бы он располагал неограниченно большими выборками, он просто выразил бы частоты в про-



Фиг. 36. Увеличение глубины выреза хвоста (в миллиметрах), коррелированное с увеличением относительной длины хвоста (в процентах длины крыла) у *Dicrurus leucorhaeus* (Майр и Вори, 1948).

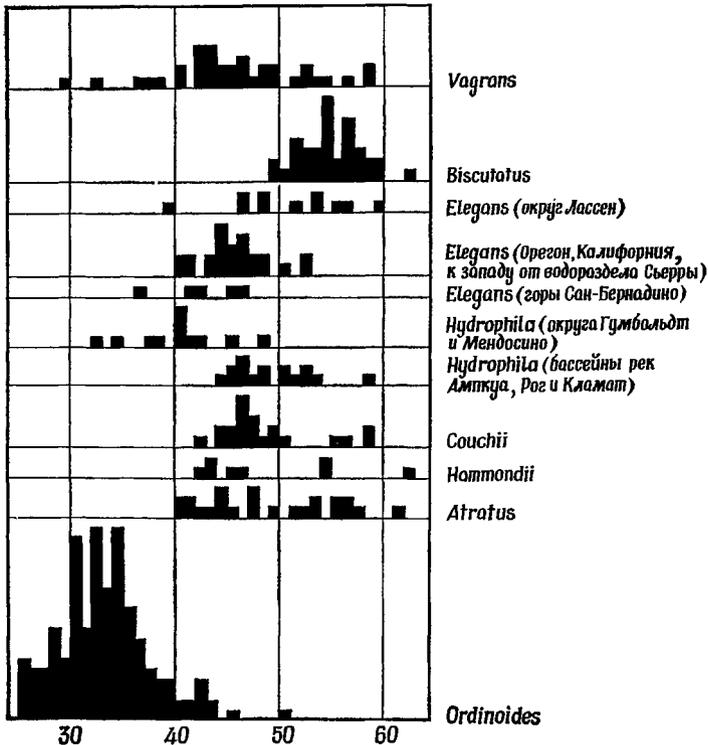
Каждая точка обозначает среднюю для имевшейся пробы взрослых самцов одного из 14 подвидов.

центах. При ограниченной численности выборок используется критерий, показывающий, какова вероятность того, что популяции, из которых взяты выборки, различны, или соответственно какова вероятность того, что наблюдаемые различия обусловлены лишь случайностями при взятии выборок. Этот критерий называется критерием  $\chi^2$  (хи-квадрат).

Степень достоверности данного значения  $\chi^2$  дается в таблицах значений  $P$ , которые можно найти во всех руководствах по статистике. Критерий  $\chi^2$  весьма чувствителен к размерам выборок.

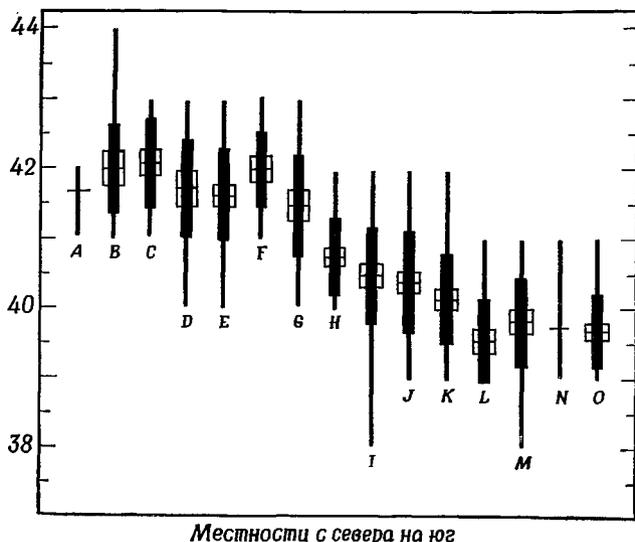
### 8В. 3. Графическое представление количественных данных

Нередко возникает необходимость представить количественные данные в наглядной форме. Подобное изображение результатов



Фиг. 37. Гистограмма, показывающая распределение по длине головы и тела (в сантиметрах) взрослых самцов *Thamnophis ordinoides* (Фитч, 1940).

Каждый квадрат соответствует одной особи.



Фиг. 38. Диаграмма, показывающая пределы изменчивости популяций (Хэббс Перлмуттер, 1942).

Изменчивость числа позвонков у анчоуса *Anchoviella mitchilli*. Буквами от А до О обозначены 15 выборок из популяций, от самой северной (А) до самой южной (О). Для каждой выборки вертикальная линия показывает общую амплитуду изменчивости данной выборки; широкая часть линии — интервал, равный 1SD по каждую сторону от средней; незакрашенный прямоугольник — интервал, соответствующий удвоенной стандартной ошибке по каждую сторону от средней; поперечная линия — средняя величина.

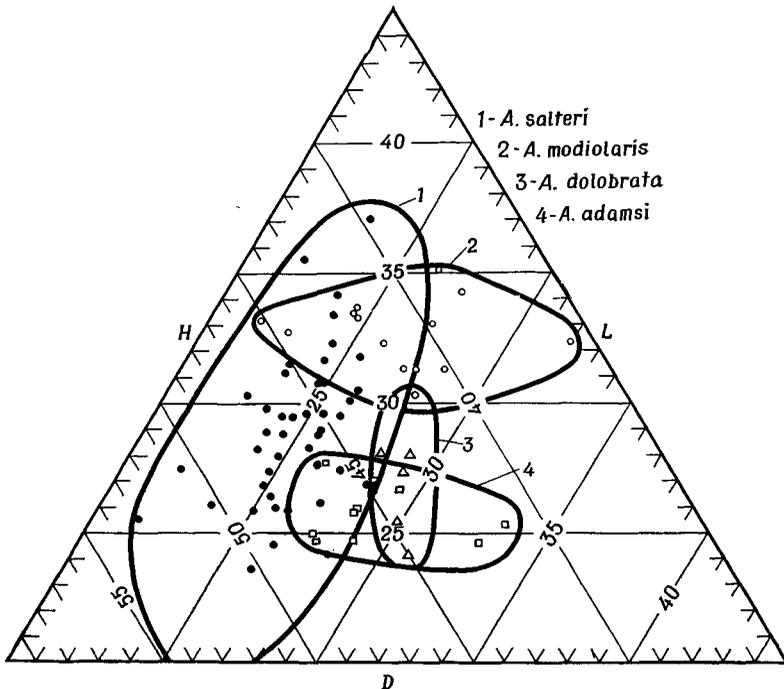
в графической форме не только позволяет быстро составить общее представление о всех данных, но часто даже выявляет детали, незаметные при рассмотрении самих данных. Симпсон, Роэ и Левонтин (1960) дают великолепный обзор подобных графических методов. Здесь мы коснемся лишь нескольких простых методов, которые чаще всего используются в таксономических публикациях.

**8В.3.1. Гистограммы.** Первоначальные данные о выборке лучше всего представить в виде гистограммы. Гистограмма состоит из набора прямоугольников, которые строят, отмечая по оси абсцисс середины промежутков, отвечающих каждому классу, а по оси ординат — частоты (обычно число экземпляров). Такой способ представления данных имеет несколько преимуществ. Главное его преимущество состоит в том, что на гистограммах можно представить первичные данные, заняв минимум места. Если другой автор впоследствии пожелает применить к этим данным какую-либо иную форму статистического анализа, он всегда сможет найти фактическое число экземпляров для каждого класса размеров. Этот метод дает возможность быстро сравнивать разные популяции, расположив ряд гистограмм одну под другой (фиг. 37).

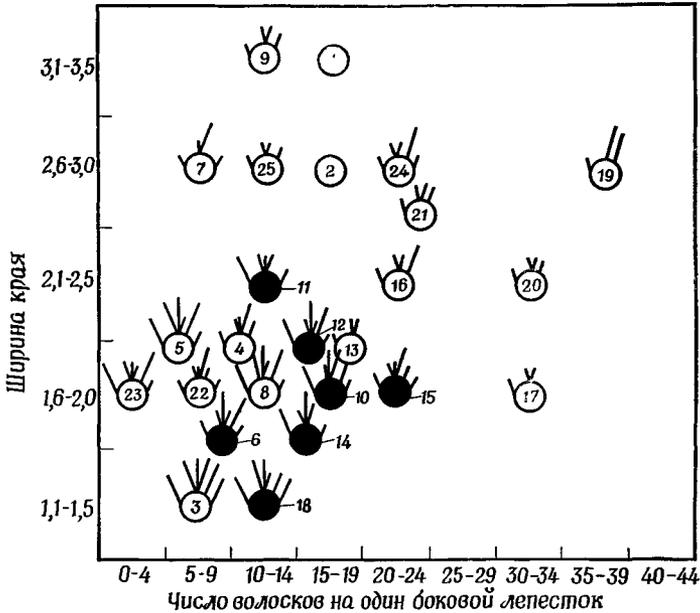
### 8В.3.2. Диаграммы статистических характеристик популяции.

Еще больше данных можно сконцентрировать на минимальной площади, если показать на графике пределы изменчивости внутри выборки, среднее значение, величину SD или ее кратное и удвоенную стандартную ошибку ( $SE = \frac{SD}{\sqrt{N}}$ ). Это метод Дайса и Лераса (1936) (фиг. 38). Было предложено несколько модификаций этого метода. Например, возле каждой полосы можно указать численность выборки ( $N$ ) и заменить стандартную ошибку 95%-ным доверительным интервалом. Неперекрывание интервалов, равных  $1,5 SD$  (для каждой из сравниваемых выборок), говорит о такой степени различия, которая обычно признается достаточной для разделения подвидов, о чем будет сказано позднее.

**8В.3.3. Диаграммы разброса.** Различия между двумя или более популяциями по двум признакам лучше всего выявляются на диаграммах разброса. На этих диаграммах особь обозначается точкой или другим символом, который помещают в том месте, где пересекаются перпендикуляры, восстановленные из точек, соответ-



Фиг. 39. Треугольный график длины ( $L$ ), высоты ( $H$ ) и расстояния до максимальной нижней выпуклости ( $D$ ) у четырех видов *Anthracomys* (Бурма, 1948).



Фиг. 40. Диаграмма разброса (пиктограмма), представляющая 25 индивидуумов из популяции бесстебельной белой фиалки (Хэтвей, 1962).

Два признака откладываются по осям, а пять выражаются положением и длиной лучей. Черными кружками представлены особи с сильно выраженным пятном на шпорце.

вующих значениям одного признака (отложенного по оси ординат) и другого признака (отложенного по оси абсцисс); каждая популяция обозначается особым символом (кружки, квадраты, треугольники, темные или светлые, и т. п.; фиг. 35). Диаграммы разброса обладают рядом достоинств. Они помогают исследователю представить себе аллометрические взаимоотношения и облегчают построение линий регрессии. Кроме того, они иногда позволяют выявить ошибки в измерении или в определении пола, которые могли бы остаться незамеченными.

Если рассматриваются три признака, можно использовать треугольную диаграмму. В этом случае на график наносят не сами результаты измерений, а их выражение в процентах от суммы этих измерений. Например, если признак  $a=80$  мм,  $b=32$  мм и  $c=48$  мм, то

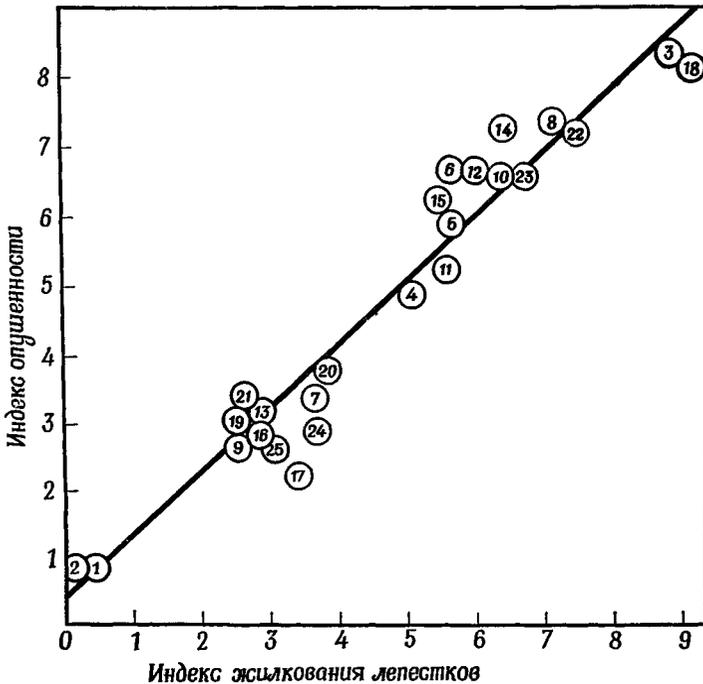
$$a + b + c = 160 \text{ мм} = 100\%.$$

Тогда  $a=50\%$ ,  $b=20\%$  и  $c=30\%$  общей суммы. Эти процентные значения наносят на график, который, таким образом, представ-

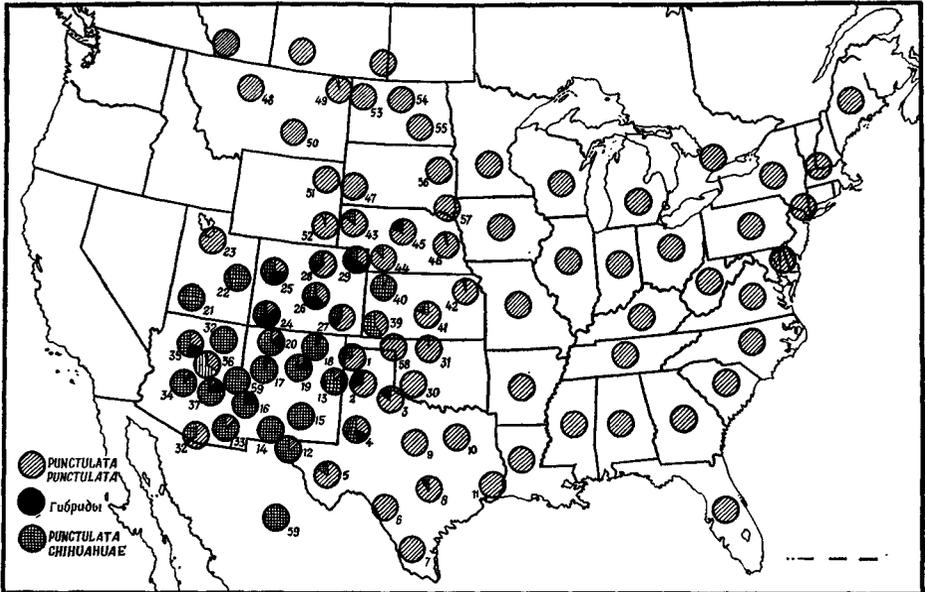
ляет относительные, а не абсолютные размеры. В каждом отдельном случае шкалы на осях треугольной диаграммы выбирают так, чтобы обеспечить возможно больший разброс точек. В качестве примера на фиг. 39 воспроизведена треугольная диаграмма из статьи Бурма (1948).

В тех случаях, когда рассматривают более чем три признака, можно построить особого рода диаграмму разброса — так называемую пиктограмму (Андерсон, 1949) (фиг. 40, 41). Для нанесения по оси абсцисс и по оси ординат целесообразно выбрать те два признака, по которым можно разделить группы точек наиболее четко.

**8В.3.4. Нанесение количественных данных на карту.** Нередко бывает желательно иллюстрировать географические взаимоотношения популяций, различающихся по количественным признакам. В случае непрерывных признаков, т. е. признаков, не имеющих дискретных состояний (размер и т. д.), простейший способ состоит в том, чтобы нанести на карту средние для разных популяций и,



Фиг. 41. Диаграмма разброса, построенная по взвешенным данным, показывающая взаиморасположение тех же 25 индивидуумов, что и на фиг. 40 (Хэтвей, 1962). По оси абсцисс отложены взвешенные значения индекса, суммирующего четыре признака жилкования листьев; по оси ординат — значения индекса, суммирующего пять оценок опущенности.



Фиг. 42. Карта распространения жука-сакуна *Cicindela punctulata*, иллюстрирующая использование секториального графика.

Величина сектора в каждом кружке показывает относительную частоту в выборках трех вариантов: *punctulata*, *chihuahuae* и промежуточных. Многие популяции содержат только вариант *punctulata* или только *chihuahuae*.

если в их расположении обнаруживается закономерность, провести изофены (т. е. линии, связывающие точки с одинаковым выражением признака). Например, если в серии популяций некоторого вида средние варьируют от 142 до 187, полезно провести изофены 140, 150, 160, 170, 180 и 190 (фиг. 7). Границы подвидов часто проходят там, где градиенты выражены особенно резко. Метод определения таких контурных линий описан Лайдикером (1962).

Если нужно графически представить качественные или полукачественные признаки, иногда полезно избрать для каждого класса признаков особый символ. При этом численность выборки можно выразить относительной величиной символа.

Для нанесения на карту частот полиморфных признаков наиболее удобен метод секториальных графиков («pie graph»), в которых величина секторов соответствует частоте данного варианта в популяции (фиг. 42).

**ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ  
РЕШЕНИЯ  
НА ВИДОВОМ УРОВНЕ**

Разбирая феноны и популяции по видам и подвидам, таксономист всегда вынужден принимать те или иные решения. В этой главе мы рассмотрим различные альтернативы и предложим соответствующие методы (в том числе статистические), которые могут помочь принять правильное решение. Изучение решетки для распознавания (табл. 5) позволяет правильно ставить вопросы.

Сомнения возникают при анализе симпатрических выборок и при сравнении аллопатрических (или аллохронных) выборок. Этим темам посвящены две части данной главы, 9А и 9Б.

**9А. АНАЛИЗ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВЫБОРОК**

У таксономиста часто возникают сомнения, принадлежат ли определенные феноны, собранные в одном и том же районе, к одному виду или к нескольким. Обычно эти трудности возникают в трех ситуациях: 1) при очень сильном различии между фенонами, принадлежащими к одному виду; 2) при очень сильном сходстве между хорошими биологическими видами (виды-двойники) и 3) при большой изменчивости и фенотипическом перекрывании двух видов. Первые указания на то, что в случае крайнего различия мы имеем дело с одним видом или в случае крайнего сходства — более чем с одним видом, обычно дают особенности экологии, поведения и распространения; последующий анализ позволяет подтвердить (или опровергнуть) первоначальное предположение.

***9А. 1. Феноны (индивидуальные варианты)  
или разные виды?***

Едва ли можно найти такой вид, в котором не было бы нескольких или даже нескольких десятков фенонов. Положение осложняется еще и тем, что несколько видов со сходным набором фенонов могут быть симпатрическими. Часто какой-либо фенон одного вида напоминает соответствующий фенон другого вида

больше, чем другие феноны своего вида. Например, во многих родах птиц и насекомых самки некоторых видов более сходны с самками близкородственных видов, чем с самцами своих собственных видов. В фенотипе гусениц нет ничего, что позволило бы правильно ассоциировать их с имаго. Это можно сделать только путем выращивания в лабораторных условиях или путем тщательной оценки других биологических данных.

Правильное отнесение многих фенонов к соответствующим видам возможно на основании правильной интерпретации морфологических данных. При наличии большой выборки из популяции обычно обнаруживаются формы, промежуточные между крайними вариантами. Кроме того, в каждой группе имеются определенные признаки, менее подверженные индивидуальной изменчивости, чем остальные. Таковы хитинизированные части полового аппарата у насекомых, пальпы пауков, радула улиток и строение замка у двустворчатых моллюсков. Если несколько симпатрических фенонов сходны по строению хитинизированных частей полового аппарата (или по одному из других упомянутых признаков), то весьма вероятно, что они конспецифичны. Однако даже в таких случаях для правильного решения необходимо учитывать все доводы за и против. Хотя в большинстве родов *Lepidoptera* имеются характерные различия между родственными видами в строении гениталий, известны случаи, когда формы имеют одинаковые гениталии, хотя по всем другим критериям они относятся к разным видам. Довольно своеобразные проблемы возникают при исследовании паразитических животных (Мануэл, 1957).

Часто очень помогает установление корреляций. Если можно показать, что две формы, которые различаются по признаку *a*, различаются также по менее заметным и функционально не связанным признакам *b*, *c* и *d*, то весьма вероятно, что они принадлежат к разным видам. Несколько лет назад Майр (1940) обнаружил, что среди птиц, определенных как личинкоед юго-восточной Азии (*Pericrocotus brevirostris* Vigors), у некоторых особей внутренние второстепенные маховые целиком черные, тогда как у других на этих перьях имеется узкая красная кайма. При детальном исследовании было установлено, что у птиц с этой красной каймой имеется, кроме того, семь мало заметных отличительных признаков: более желтоватая красная окраска нижних частей тела, иное распределение черного и красного на втором внутреннем рулевом перье, узкая беловатая кайма вдоль внешнего опахала первого махового первого порядка и четыре других незначительных признака. Как ни мелки были эти признаки, они оказались хорошо коррелированы друг с другом и с географическим и вертикальным распределением. Было сделано заключение (которое впоследствии было подтверждено многими авторами), что в данном случае речь идет о двух видах.

Как правило, решения высококвалифицированного таксономиста, если они основаны на тщательной оценке морфологических данных, подтверждаются при генетической проверке выделенных им видов или оценке их по неморфологическим признакам. Однако чисто фенетический подход не позволяет отличать феноны от видов.

## 9А. 2. Виды-двойники

Биологические виды представляют собой репродуктивно изолированные генофонды (гл. 2). Если две популяции (два генофонда) оказываются географически изолированными, то они дивергируют генетически и у них в конечном счете могут развиться изолирующие механизмы. При этом в качестве побочного продукта генетической дивергенции между видами обычно возникают также морфологические различия, пригодные для диагностических целей. Некоторые виды не приобретают заметных морфологических различий в течение процесса видообразования. Такие очень сходные криптические виды называются *видами-двойниками*. Все имеющиеся данные показывают, что единственное их отличие от обычных видов — это малая степень морфологических различий. Это, так сказать, виды, которые находятся вблизи «невидимой части» спектра морфологических видовых различий. Они незаметно переходят в виды, которые морфологически все более и более отличаются один от другого. Обычно после тщательного изучения вновь обнаруженных видов-двойников оказывается, что между ними имеются морфологические различия, оставшиеся ранее незамеченными.

Майр (1963) показал, как широко распространены виды-двойники в животном мире. Большинство из них было открыто не в процессе обычного таксономического анализа, а при изучении видов, имеющих какое-либо особое значение для медицины (например, *Anopheles*), генетики (например, *Drosophila*, *Paramecium*), цитологии или сельского хозяйства. Поэтому невозможно определить, каков процент видов-двойников среди видов вообще. У североамериканских сверчков около 50% видов было открыто в результате обнаружения различий в издаваемых ими звуках (Уокер, 1964), а в некоторых родах простейших (например, у *Paramecium*) процент криптических видов, видимо, еще больше.

Открытие видов-двойников возможно благодаря тому, что они нередко различаются по каким-либо признакам, даже если они крайне сходны по морфологическим признакам, обычно используемым в таксономическом анализе. Майр (1963) перечислил ряд признаков, которые облегчают распознавание видов-двойников. При точных измерениях иногда получают бимодальные кривые, и эти две моды могут быть коррелированы еще и с другими признаками. Очень часто имеются различия в числе хромосом или в их строе-

нии; именно эти различия позволили выявить виды-двойники у *Drosophila*, *Sciara*, *Chironomus*, *Prosimulium* и других двукрылых, а также у прямокрылых, жуков и других насекомых. Различные аспекты поведения, например различия в демонстрационном поведении, в характере издаваемых звуков, в устройстве гнезд, в сроках размножения, в миграционном поведении, выборе жертвы и предпочитаемом хозяине, вероятно, позволили открыть больше видов-двойников, чем другие признаки. Иногда виды-двойники отличаются по степени патогенности (например, у *Anopheles*) или по своим взаимоотношениям с паразитами. Для проверки вероятности реального различия между «породами», открытыми одним из многочисленных существующих методов, применяют различные биохимические методы, в частности методы исследования специфичности белков.

Кон и Орианс (1962) указывают, что большая вероятность нахождения видов-двойников в одних группах, чем в других, определяется экологическими условиями. Виды-двойники чаще встречаются в тех случаях, когда виды, входящие в одно и то же сообщество, способны занимать разные ниши без заметной дифференциации по тем морфологическим признакам, на которых таксономисты основывают свою классификацию. Это относится, в частности, к простейшим, ракообразным и насекомым. Каждый случай симпатричности среди видов-двойников — это случай, когда таксономически полезные морфологические признаки не претерпели симпатрической дивергенции в дарвиновском смысле.

Неудобства, которые создают виды-двойники для музейного таксономиста, очевидны. В некоторых случаях экземпляры таких видов не удается распознать на фиксированном материале. Однако, поскольку виды — это явление природы, а не творения музейных таксономистов, игнорировать их существование невозможно. Во многих случаях музейному исследователю приходится довольствоваться лишь тем, что он этикетировал музейные экземпляры из группы видов-двойников, дав им групповое название, например группа *Anopheles maculipennis*. После того как виды-двойники открыты, между ними обычно обнаруживаются такие морфологические различия, которые позволяют идентифицировать фиксированный материал. В группе видов-двойников, как правило, можно определить, к какому виду принадлежат ранее обозначенные типовые экземпляры. К счастью, виды-двойники редки среди позвоночных и других групп, представляющих особый интерес для палеонтолога. Поскольку распознавание видов-двойников целиком зависит от признаков поведения живых животных, распознать их по ископаемым экземплярам, конечно, невозможно. Палеонтолог вынужден исходить из допущения, что в родах, которые он изучает, нет видов-двойников.

У простейших виды-двойники не принято описывать формально

как виды и давать им биномиальные названия. Например, приблизительно 16 видов комплекса *Paramecium aurelia* обозначают как разновидности.

Специфические трудности возникают в одном особом классе видов-двойников — у полиплоидов. Полиплоиды не могут участвовать в нормальном генетическом обмене с особями иной пloidности, и вследствие этой репродуктивной изоляции они обладают биологическими характеристиками хороших видов. Они могут быть, однако, морфологически неразличимыми, особенно если это автополиплоиды. К счастью, в животном мире полиплоидия встречается редко и почти исключительно в родах с партеногенетическим размножением. Иногда возможен вторичный возврат к половому размножению, например у олигохет. Вопрос о том, выделять или не выделять таксономически то, что биологически несомненно является видом, следует решать специалисту. В случаях морфологической идентичности такое выделение было бы неразумным.

До недавнего времени полагали, что полиплоидия возможна только у беспозвоночных. Однако ряд партеногенетических (или гиногенетических) популяций был обнаружен у рыб (несколько родов), хвостатых амфибий (группа *Ambystoma jeffersonianum*), ящериц (*Lacerta*, *Cnemidophorus*), причем по крайней мере некоторые из этих популяций триплоидны. На основании морфологических и экологических различий (и отсутствия обмена генами) некоторые из этих популяций были описаны как отдельные виды.

### 9А. 3. Перекрывание пределов изменчивости

Близкородственные виды иногда столь изменчивы и пределы их изменчивости перекрываются столь сильно, что ни один из признаков сам по себе не имеет, видимо, абсолютной диагностической ценности. Правильное определение видовой принадлежности всех экземпляров, кажущихся промежуточными, возможно лишь при использовании сочетания признаков. Как это наглядно показал Андерсон (1954), чисто интуитивный подход, основанный на совокупности признаков, выявляющихся при осмотре, часто может оказаться гораздо более эффективным, чем механическое использование биометрического анализа или диагностических признаков.

Для диагноза часто бывает достаточно сочетания двух признаков. В таких случаях проще всего нанести эти два признака на диаграмму разброса. Этот метод обычно дает несколько групп точек, если рассматриваемый материал гетерогенен (гл. 8В).

Существует ряд методов многомерного анализа для тех случаев, когда диаграмма разброса по двум признакам не дает удовлетворительных результатов. Пиктограмма Андерсона (фиг. 40) — один из типов многомерных диаграмм разброса.

В большинстве случаев относительно реальности видов, распознаваемых такими методами, сомнений не возникает, однако возможны колебания относительно некоторых отдельных экземпляров, кажущихся промежуточными. Вычисление индекса суммы признаков (character index) — простейший метод, позволяющий быстро установить положение таких экземпляров (табл. 8).

Таблица 8

ВЗВЕШЕННЫЙ ДЕСЯТИЧНЫЙ ИНДЕКС СУММЫ ПРИЗНАКОВ  
(по Мейзе, 1936)

Признак	<i>Passer domesticus</i>	<i>Passer hispaniolensis</i>
Шапочка	Серая 0	Ржаво-бурая 30
Кроющие уха	Серые 0	Белые 10
Бока затылка	Серые 0	Черные 15
Бока живота	Без полос 0	Полосатые 10
Прочие	0	35
Итого	0	100

Этот индекс был впервые предложен Андерсоном (1936) и Мейзе (1936) для установления гибридной природы промежуточных экземпляров, и поэтому он был первоначально назван «гибридным индексом». Я предпочитаю более широкий термин «индекс суммы признаков», поскольку этот метод в равной мере применим при количественном рассмотрении негибридирующих видов с перекрывающейся изменчивостью. Этот метод заключается в том, что для каждого из признаков, по которым различаются два вида, предполагается наличие нескольких состояний. Состояние, типичное для вида *A*, всегда обозначается как 0, типичное для вида *B* — чаще всего как 2, а типичное для промежуточных экземпляров — как 1. Оценка типичных в основном экземпляров вида *A* по 12 признакам может варьировать от 0 до 3, типичных экземпляров вида *B* — от 20 до 24 и гибридов — от 8 до 16. Возможны два уточнения. Первое заключается в том, чтобы допустить наличие большего числа промежуточных состояний для важных признаков, с тем чтобы экземпляры по такому признаку могли получать оценку от 0 до, предположим, 6. Второе уточнение состоит в построении шкалы оценок таким способом, чтобы максимальная сумма оценок составляла 100. При этом можно выражать сходство промежуточных экземпляров в процентах. Чтобы наглядно представить измен-

чивость, целесообразно изображать ее графически в форме гистограмм. Хэтвей (1962) показывает, как определять взвешенный гибридный индекс.

Значительно более точный метод — это многомерный метод *дискриминантных функций* (Фишер, 1936, 1938). Он основан на том факте, что при разделении двух таксонов относительное значение данного признака тем выше, чем больше расстояние между средними и чем меньше обобщенное среднее квадратическое отклонение по этому признаку. Таким образом, метод состоит в вычислении фактора ( $b_1, b_2, \dots, b_x$ ), который, будучи умножен на численное значение признака, обеспечивает наиболее четкое разделение таксонов. Вычисление значения  $b$  на настольном вычислительном устройстве трудоемко, но сейчас существуют хорошие программы для вычисления дискриминантных функций по первичным данным на вычислительных машинах. Существуют «ступенчатые» программы, которые позволяют отбрасывать признаки, не способствующие в достаточной мере разделению.

Метод дискриминантных функций в последние годы все шире используется в таксономии. Он особенно полезен при определении сомнительных экземпляров, а иногда — при выявлении четко определенного класса промежуточных гибридов. Недавно он был применен при исследовании *Drosophila* (Карсон и Стокер), рыб (Стоун), птиц (Сторер) и млекопитающих (Фостер, 1965). Бюлер (1964) показал шаг за шагом, как проводится дискриминантный анализ и как в рассмотренном им примере этот анализ позволяет недвусмысленно определить принадлежность к надлежащему виду любого черепа землероек двух очень сходных видов. Ким, Браун и Кук (1966) показывают, как использовать дискриминантные функции для отыскания диагностически наиболее ценных признаков.

При выполнении вышеописанного анализа предполагается, что важнейшие характеристики соответствующих видов уже известны и речь идет в основном об определении видовой принадлежности сомнительных экземпляров. Всегда имеется доля случаев, когда изменчивость слишком велика и результаты слишком противоречивы, чтобы привести к однозначному разделению видов. Хорошим примером служат пауки группы видов *Steatoda punctulata*, в которую разные специалисты в то или иное время включали один, два, четыре, шесть или восемь видов (Леви, 1959). В подобном случае необходимо иметь более многочисленные серии из отдельных местностей, а также использовать дополнительные признаки. Каждый из двух или четырех видов комплекса *Steatoda punctulata* подвержен индивидуальной и географической изменчивости, и сложный биометрический анализ оставался бы тщетным до тех пор, пока не представится возможность исследовать тенденции этой изменчивости на более полном материале.

Несколько (в целом довольно сложных) методов *многомерного анализа* были опробованы в недавних таксономических публикациях, особенно в приложении к ископаемому материалу. При чтении этих работ создается впечатление, что пока еще не найдено такого метода, который был бы достаточно эффективным, чтобы оправдать весьма значительные затраты труда, связанные с его повседневным применением. Наиболее полезен, вероятно, критерий  $T^2$ .

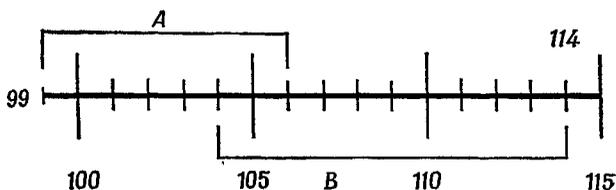
## 9Б. СРАВНЕНИЕ АЛЛОПАТРИЧЕСКИХ И АЛЛОХРОННЫХ ВЫБОРОК

Сравнивая выборки, взятые из различных естественных популяций, таксономист преследует четко определенную цель. Он ищет данные, которые помогли бы решить, включать или не включать эти популяции в один и тот же таксон, и если не включать, то считать ли их разными подвидами или видами. Вопрос о полной идентичности сравниваемых популяций никогда не встает. Популяционные генетики убедительно показали, что у видов, размножающихся половым путем, не существует двух естественных популяций, которые были бы совершенно сходны друг с другом. Обнаружение статистически значимого различия между несколькими популяциями представляет, таким образом, для таксономиста лишь второстепенный интерес; он считает это само собой разумеющимся. Даже самый низший признаваемый таксон — подвид — обычно состоит из многочисленных локальных популяций, и некоторые из них «значимо» различаются по частоте генов и по средним значениям ряда признаков.

Если статистически значимых различий между выборками из двух популяций не обнаружено, популяции следует относить к одному таксону. Если различие установлено, требуется рассмотреть ряд дополнительных соображений, прежде чем решить, следует ли считать эти популяции разными таксонами или нет, и если это разные таксоны, то следует ли возводить их в ранг подвидов или видов.

### 9Б.1. Разные подвиды или нет?

При работе с теми группами животных, у которых, как правило, выделяют политипические виды, часто встает вопрос, достаточно ли велики различия между двумя популяциями, чтобы считать оправданным признание их разными подвидами. Наиболее важной предпосылкой для такого решения служит ясное понимание природы подвидовой категории (гл. 3, а также Майр, 1963). Если выборки четко различны в одном или в нескольких отношениях, то они квалифицируются как разные подвиды (но см. также ниже). Воп-



Фиг. 43. Линейное перекрытие исследуемых выборок.

$A=99-106$  мм,  $B=104-114$  мм.

рос возникает в тех случаях, когда пределы изменчивости перекрываются. Сколь велико допустимое перекрытие между двумя под-видами? Простейший способ определения степени перекрытия состоит в том, чтобы изобразить перекрытие исследуемых выборок линейно (фиг. 43), но этот способ имеет два недостатка: во-первых, он позволяет определить только перекрытие выборок (которое всегда меньше, чем перекрытие популяций, из которых взяты выборки) и, во-вторых, при этом преувеличивается важность крайних значений, т. е. хвостов перекрывающихся кривых. Таким образом, линейное перекрытие описывает степени различия между двумя популяциями совершенно неудовлетворительным образом.

Имеется ли более удовлетворительный способ? Насколько нам известно, безупречного метода не существует. Майр предложил величину «коэффициент различия» (coefficient of difference, CD), представляющую собой отношение разности средних к сумме средних квадратических отклонений выборок.

**9Б.1.1. Коэффициент различия (CD).** Этот статистический показатель основан на наблюдении, что чем меньше перекрываются кривые для двух популяций, тем больше разность между средними  $M$ , деленная на сумму средних квадратических отклонений (SD). Коэффициент различия для популяций  $a$  и  $b$  (где  $b$  — популяция с большим значением средней) выражается формулой

$$CD = \frac{M_b - M_a}{SD_a + SD_b}.$$

CD легко рассчитать, зная средние и средние квадратические отклонения для двух популяций. Однако он дает лишь грубо приближенную оценку, поскольку при его вычислении делаются различные не вполне строгие допущения, например что распределения нормальны и что статистические характеристики выборки равны статистическим характеристикам популяции. Последнее явно не соответствует действительности, особенно если речь идет о средних квадратических отклонениях относительно малых выборок.

В связи с этим были предложены различные модификации коэффициента различия. Райд (1964) предлагает рассчитывать два значения  $CD$ : одно для верхнего, а другое — для нижнего доверительного предела. Другое предлагаемое уточнение состоит в том, чтобы использовать квадратный корень из суммы дисперсий. Жери (1962) полагает, что было бы проще оценивать степень различия между выборками из популяций на основе  $t$ -критерия, и приводит соответствующие таблицы. Реймент (1960) предлагает многомерное обобщение коэффициента различия.

Причина такого положения заключается в том, что до недавнего времени статистиков интересовало главным образом выявление наличия или отсутствия различия по данному признаку. Они уделяли мало внимания методам установления степени различия. В таксономической работе, особенно при различении подвидов, выступает столь много дополнительных соображений, что чрезвычайно большая точность не обязательна, а важно иметь меру, определяющую степень перекрывания кривых для двух популяций. Метод определения  $CD$  (или одна из упомянутых его модификаций) дает в этом случае простой выход из положения. В настоящее время, однако, появились методы, связанные с использованием вычислительных машин и позволяющие определять гораздо более точные показатели расстояния, подобные расстоянию  $D^2$  Махаланобиса. Введением в изучение этого метода может служить работа Сила (1964).

**9Б.1.2. Степень различия и выделение подвидов.** Степень различия — это лишь один из ряда моментов, учитываемых при выделении подвидов (см. гл. 3). Такое мерило, как  $CD$ , поможет выработать более стандартные критерии, но равным образом следует принимать во внимание и все другие данные, например степень изоляции, наличие или отсутствие клинальной изменчивости, наличие или отсутствие шахматного распределения или противоречивой изменчивости разных признаков.

Разные авторы при выделении подвидов основывались на чрезвычайно различных стандартах. Некоторые крайние «дробители» называли отдельным подвидом каждую популяцию, отличие которой удавалось показать с помощью статистических критериев. Некоторые же «объединители» настаивали на том, что каждый индивидуум подвида должен быть диагностически отличим. Таких крайних взглядов придерживаются лишь очень немногие таксономисты. Широко принимается так называемое «правило 75%». Согласно этому правилу, популяция признается самостоятельным подвидом, если 75% составляющих ее особей отличаются от «всех» (=97%) особей ранее выделенного подвида. В таком случае точка пересечения двух кривых распределения отделяет примерно 90% особей популяции  $A$  от примерно 90% особей популяции  $B$  (при условии симметричности). При этом  $CD$  равен приблизительно 1,28

(табл. 9). Табл. 9 позволяет быстро установить, сколь велико перекрытие между кривыми при данной величине коэффициента различия.

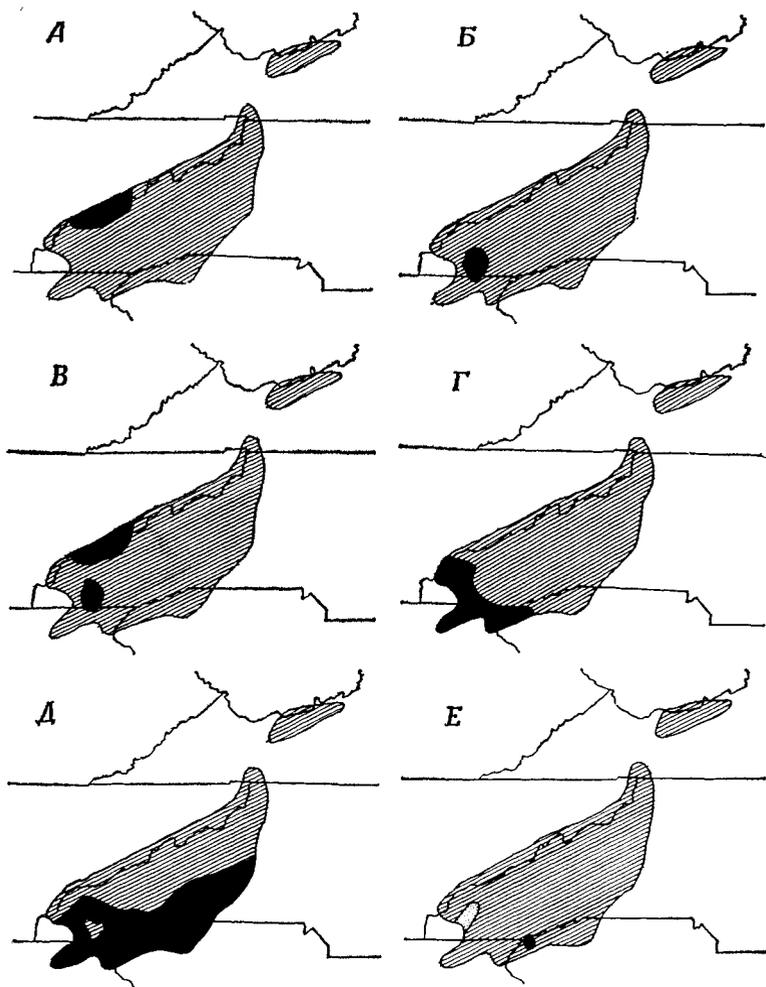
Таблица 9

ПРОЦЕНТ НЕПЕРЕКРЫВАНИЯ ЧАСТИЧНО ПЕРЕКРЫВАЮЩИХСЯ  
КРИВЫХ И СООТВЕТСТВУЮЩИЕ ИМ ЗНАЧЕНИЯ КОЭФФИЦИЕНТА  
РАЗЛИЧИЯ (CD)

Значения признака	CD	Общее перекрытие, %
Ниже принятого показателя подви- дового различия	0,675	75
	0,84	80
	0,915	82
	0,995	84
	1,04	85
	1,08	86
	1,13	87
	1,175	88
	1,23	89
Принятый показатель подви- дового различия	1,28	90
Выше принятого показателя подви- дового различия	1,34	91
	1,405	92
	1,43	93
	1,555	94
	1,645	95
	1,75	96

В разгар дробления подвидов в орнитологии некоторые авторы выделяли подвиды на основании CD, равного лишь 0,675 и даже меньше. Сейчас принято считать выделение подвида оправданным при CD больше 1,28 и, вероятно, не менее 1,5. В случаях неравномерного распространения, при наличии длинной клины и противоречивой изменчивости разных признаков, даже более высокие значения CD иногда оказываются недостаточны. Хайтон (1962) показал, что географическая изменчивость у саламандры *Plethodon jordani* слишком противоречива, чтобы оправдать выделение формальных подвидов, хотя изменчивость каждого отдельного при-

знака обнаруживает четкую географическую тенденцию (фиг. 44). Инджер (1961) всесторонне обсуждает различные критерии, используемые при выделении подвидов. Степень различия, выраженная при помощи коэффициента различия, — только один из этих критериев. В настоящее время критерии для выделения подвидов

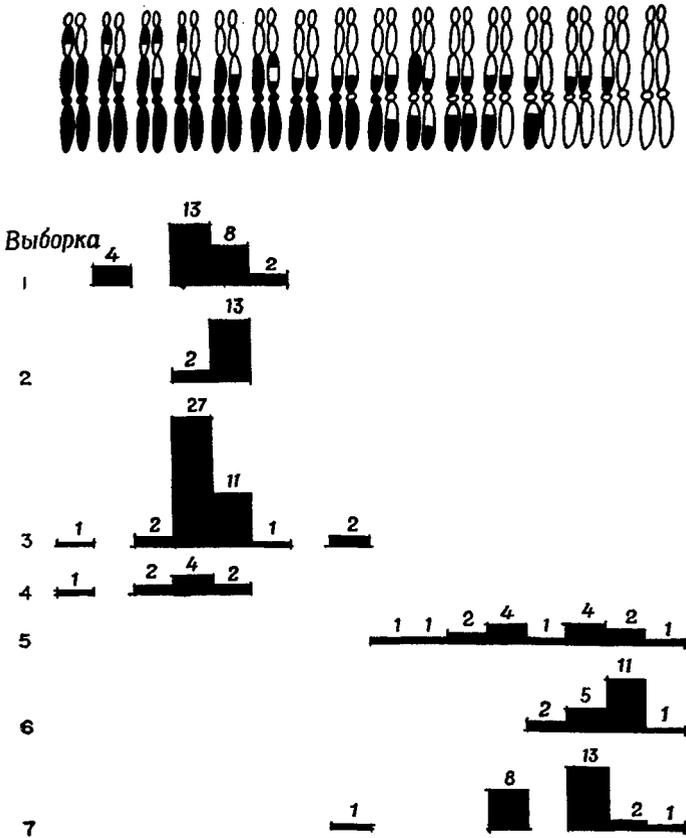


Фиг. 44. Противоречивая географическая изменчивость саламандры *Plethodon jordanii* (Хайтон, 1962).

Черным показаны области, где более 95% особей имеют: А — красные щеки; Б — красные ноги; В — красные пятна на спине только что выдуплившихся молодых экземпляров; Г — белые пятна на боках; Д — темное брюхо; Е — маленькие, цвета меди, пятнышки на спине. Район, где особи имеют мелкие белые пятна на спине, выделен на рисунке Е точками.

гораздо строже, чем у прошлого поколения систематиков (см. также гл. 3).

**9Б.1.3. Границы подвидов.** Большинство подвидов представляет собой географические изоляты или бывшие изоляты, и их границы установить нетрудно. Разграничение подвидов, связанных первичной интерградацией, затруднительно, и выделять их обычно не имеет смысла. Такие подвиды нередко представляют собой просто адаптивную реакцию на местные климатические условия (особенно температурного режима и влажности), и эти подвиды разграничены не более четко, чем области действия климатических факторов, обусловивших их возникновение. Если речь идет о ра-



Фиг. 45. Географическая изменчивость частоты 16 цветовых морф в 7 популяциях паука-волка *Geolycosa xera* (Мак-Кроун, 1963).

Вверху схематически показана расцветка брюшной поверхности первой и второй пары ног у самок. Популяции 1—4 принадлежат к иному подвиду, чем популяции 5—7. Подвиды часто отличаются одни от другого по относительной частоте фенонов.

сах, связанных с субстратом (черными лавами, белыми песками или известняками, красными почвами и т. д.), то у них границы подвидов выражены иногда удивительно четко, особенно в тех случаях, когда эта четкость усиливается выбором мест обитания. Лайдикер (1962) представил на карте изменения суммы признаков кенгуровой крысы (*Dipodomys merriami*) в расчете на единицу расстояния и получил в результате четкие контурные линии. Зоны, где признаки претерпевали быстрые изменения, оценивавшиеся по величине индекса дифференциации, замечательно точно совпадали с отмеченными ранее границами подвидов. Однако у других видов, вероятно, не существует четко определенных границ подвидов, что было показано Хэгмейером (1958) для куницы (*Martes americana*) и Джоликером (1959) для волка (*Canis lupus*) — двух видов, у которых географическая изменчивость каждого отдельного признака, по-видимому, не зависит от географической изменчивости всех остальных.

**9Б.1.4. Политопные подвиды.** Если подвиды какого-либо вида различаются только по одному диагностическому признаку, связанному с окраской, размером или узором, может случиться, что несколько неродственных и более или менее сильно разобщенных популяций независимо приобретут одинаковый фенотип. Эволюционист знает, что такие популяции генетически не идентичны, но, поскольку подвид не является эволюционным понятием, таксономист иногда объединяет такие кажущиеся идентичными популяции в один подвидовой таксон. Такой географически гетерогенный подвид называют *политопным подвидом*. Единственный другой выход из положения — вообще не выделять подвидов в таком виде. При отсутствии диагностических различий нет законных причин для разделения одного политопного подвида на несколько подвидов на основании одних лишь различий по месту обитания. Следует помнить, что любой подвид — это гетерогенная смесь, даже если он состоит из соприкасающихся популяций.

## 9Б. 2. Подвиды или аллопатрические виды?

Во всех случаях, когда таксономист сталкивается с двумя таксономически четко различающимися аллопатрическими популяциями, он должен решить, рассматривать ли их как виды или как подвиды. Для решения этого вопроса привлекаются самые разнообразные данные. Для приверженцев типологической концепции вида степень различия сама по себе была достаточным основанием для выделения видов. Странники биологической концепции вида ищут доказательства фактической или потенциальной скрещиваемости и используют степень морфологического различия только для того, чтобы выяснить вероятность потенциального скрещивания.

Термин *аллопатрический* представляет собой антоним термина *симпатрический*, а следовательно, обозначает распространение без географического перекрытия (более детально терминологию см. Смит, 1965). На основании характера географического распространения и наблюдаемой скрещиваемости можно различить пять типов аллопатричности:

- |   |          |
|---|----------|
| I. Аллопатрические популяции <i>A</i> и <i>B</i> контактируют.  | II       |
| Аллопатрические популяции <i>A</i> и <i>B</i> разделены незанятой областью.   | V        |
| II. Популяции <i>A</i> и <i>B</i> интерградируют или свободно скрещиваются.   | III      |
| Популяции <i>A</i> и <i>B</i> не скрещиваются или скрещиваются лишь очень редко.  | IV       |
| III. Популяции <i>A</i> и <i>B</i> интерградируют клинально в (обычно довольно широкой) зоне контакта.  | <i>a</i> |
| Популяции <i>A</i> и <i>B</i> совершенно свободно скрещиваются в (обычно довольно узкой) зоне контакта или при гибридизации (в искусственных условиях). | <i>b</i> |
| IV. Популяции <i>A</i> и <i>B</i> встречаются в зоне контакта, где иногда появляются гибриды.   | <i>c</i> |
| Популяции <i>A</i> и <i>B</i> встречаются в зоне контакта, но совершенно не скрещиваются.   | <i>d</i> |
| V. Популяции <i>A</i> и <i>B</i> не скрещиваются, так как они разделены разрывом в распространении или естественной преградой, препятствующей контакту. | <i>e</i> |

Популяции, соответствующие типам *a* и *b*, почти всегда следует считать подвидами; соответствующие типам *c* и *d* — видами, а типу *e* — видами или подвидами. Могут оказаться полезными следующие замечания, обозначенные в соответствии с приведенным выше ключом.

Аллопатрические популяции, клинально интерградирующие одна с другой, принадлежат к одному виду. Следует ли рассматривать их как разные подвиды, зависит от степени различия.

1. *Первичная интерградация.* Между интерградацией и аллопатрической гибридизацией нет четкого различия. Вообще мы говорим о *первичной интерградации*, когда два подвида связаны рядом популяций промежуточного типа, причем степень изменчивости у каждой из этих популяций приблизительно такая же, как у любой другой популяции каждого из подвидов. Мы говорим об *аллопатрической гибридизации*, когда два подвида встречаются друг с другом в четко определенной зоне и образуют здесь гибридную популяцию, отличающуюся значительно большей изменчивостью и часто включающую весь спектр сочетаний признаков от подвида *a* до подвида *b*. Мы должны располагать данными о происхождении в этой зоне скрещивании. Аллопатрическую гибридизацию

цию иногда называют также *вторичной интерградацией*, поскольку это вторичное явление, возникающее вслед за нарушением ранее существовавшей, обусловленной внешними факторами изоляции популяций. Среди птиц Северной Америки хорошие примеры гибридизации между далеко разошедшимися подвидами дают американские дятлы (*Colaptes*), юнко (*Junco*) и тауи (*Pipilo*). Более подробное обсуждение и дополнительные примеры можно найти у Майра (1942; 1963) и у Сайбли (1961).

2. *Вторичная интерградация*. Вторичная интерградация, т. е. возникновение зон контакта между ранее изолированными популяциями или подвидами, весьма обычна у географически изменчивых видов. Если зона гибридизации узкая, таксономических трудностей не возникает. Если, однако, она широкая и если образуется стабильная гибридная популяция с четко выраженными промежуточными признаками, иногда удобно и оправданно выделить такую «гибридную» популяцию таксономически. Ее можно рассматривать как подвид, если она удовлетворяет правилу 75%. Таксономическое выделение гибридной популяции не оправдано, если она характеризуется высокой изменчивостью и если в ней содержится весь диапазон фенотипов от одного родительского крайнего варианта до другого. Если два таксона, которые ранее считались двумя аллопатрическими видами, полностью интерградируют в зоне вторичного контакта, это доказывает, что они не изолированы репродуктивно и что их следует рассматривать как подвиды одного политипического вида.

3. *Нерегулярная гибридизация*. Аллопатрические формы, которые лишь изредка гибридизируют в зоне контакта, являются хорошими видами. Известно несколько случаев, в которых трудно решить, является ли гибридизация свободной или происходит от случая к случаю. Многие новейшие данные показывают, что для восстановления вторичной интерградации гибридизация должна быть довольно свободной. Нерегулярная гибридизация рассмотрена в 2.5. и 13.21.

Труднее оценить случаи, когда два вида сохраняют самостоятельность на большей части своих ареалов, но в нескольких районах образуют чисто гибридные популяции. Это происходит особенно часто в районах, где вмешательство человека за последние годы сильно нарушило экологическое равновесие в природе. Такие формы рекомендуется рассматривать как хорошие виды, несмотря на происходящую иногда при определенных условиях свободную гибридизацию (см. Майр, 1963).

4. *Парапатрические виды*. Те аллопатрические популяции, которые не скрещиваются, хотя и контактируют, являются хорошими видами. Неспособность к скрещиванию говорит о репродуктивной изоляции и о достижении видового ранга. Отсутствие географического перекрытия может быть обусловлено одной или другой из

двух взаимоисключающих причин. Первая действует в тех случаях, когда зона контакта связывает две очень разные экологические области (например, саванну и лес). Если один из двух соседних видов специализирован к одному из этих биотопов, а другой вид — к другому, то ни один вид не может вторгнуться в ареал другого, поскольку их экологические потребности слишком различны.

Другая возможная причина неперекрывания ареалов хороших видов может состоять в том, что экологические потребности этих видов очень сходны во всех отношениях и они конкурируют друг с другом. По одну сторону зоны контакта несколько преобладает один вид, по другую сторону — другой. Подобное «конкурентное исключение» (детальное обсуждение см. Майр, 1963) приведет в результате к строгой аллопатричности хороших видов. Очень важно понять это, так как аллопатричность принималась некоторыми авторами как автоматический критерий конспецифичности. Вори (1955) показал, что среди 225 видов 7 семейств певчих птиц Палеарктики 22 хороших вида ранее считались подвидами вследствие их аллопатричности (см. также Кон и Орианс, 1962).

При тщательном изучении зоны контакта обычно обнаруживаются области, где возросшее разнообразие мест обитания изредка допускает симпатричность двух видов. Наилучшим свидетельством видового статуса служит четкость фенотипического различия в зоне контакта. Если два континентальных вида не обнаруживают никаких признаков интерградации в зоне контакта (или тесного сближения), они, очевидно, не обмениваются генами друг с другом и их следует рассматривать как хорошие виды, даже если они аллопатрические.

*5. Изолированные аллопатрические популяции.* Географически изолированные аллопатрические популяции могут быть или видами, или подвидами. Наиболее важный из критериев вида — наличие или отсутствие репродуктивной изоляции — нельзя использовать (кроме как экспериментально, но даже и в этом случае только с оговорками) для определения статуса популяций, которые отделены от своих ближайших родственников разрывом в распространении. Именно поэтому классификация аллопатрических популяций столь часто вызывает существенные разногласия среди таксономистов. Предлагалось много способов решить эту дилемму, но все они сопряжены с трудностями.

Некоторые таксономисты настаивают на том, чтобы считать все морфологически различные изолированные популяции хорошими видами, «пока не будет доказано, что они являются подвидами». Это предложение реализовать невозможно, так как в большинстве подобных случаев вообще невозможно получить четкое доказательство того или другого. Кроме того, при этом не учитывается то обстоятельство, что называть популяцию видом, когда она в дейст-

вительности является лишь подвидом, не менее серьезная ошибка, чем считать подвид видом.

Второе предположение — рассматривать как хорошие виды все популяции, не связанные интерградацией. Этот подход основывается на верном наблюдении, что популяции, связанные интерградацией, конспецифичны; затем делается обратное заключение, что популяции, не связанные интерградацией, не конспецифичны. Это, однако, в применении к изолированным аллопатрическим популяциям противоречит правилам логики. Географическая изоляция не является внутренним изолирующим механизмом (Майр, 1963), и нет гарантии, что морфологический разрыв, обусловленный временным прекращением потока генов, можно считать доказательством развития изолирующих механизмов. Противоположная крайность — рассмотрение всех родственных аллопатрических форм как конспецифичных — также не верна, что показано выше.

Полный экспериментальный анализ, включая исследования предпочтений в выборе брачного партнера и цитологическое изучение гибридов, обычно невозможен, и даже в тех случаях, когда он возможен, не всегда дает убедительные результаты. Экологические предпочтения составляют часть изолирующих механизмов между видами, а их нельзя достаточно полно оценить в лаборатории. Например, симпатрические виды-двойники *Drosophila pseudoobscura* и *D. persimilis* всегда дают гибридов в лабораторных популяциях, однако в природе было обнаружено лишь несколько отдельных гибридов  $F_1$ .

При отсутствии прямых доказательств вопрос о статусе изолированных популяций приходится решать путем теоретических рассуждений. Имеется несколько типов вероятностных данных, на которых можно строить подобные заключения. Все они основаны на наблюдении, что репродуктивная изоляция коррелирована с определенной степенью морфологического различия, довольно постоянной в пределах данной таксономической группы. Систематик может использовать эти данные, чтобы выработать мерило, применимое к изолированным популяциям. Существует три группы морфологических различий, которые можно использовать для калибровки подобной шкалы:

1. *Степень различия между симпатрическими видами.* В пределах данного рода или внутри группы близкородственных видов обычно существует довольно четко определенная степень морфологического различия между хорошими симпатрическими видами. Это различие может быть велико, как, например, у райских птиц, или очень мало, как в случае видов-двойников. Эту степень различия между хорошими видами можно использовать для определения статуса изолированных популяций в тех же родах.

2. *Степень различия между интерградирующими подвидами внутри широко распространенных видов.* Степень морфологичес-

кого различия между наиболее сильно разошедшимися подвидами внутри видов, принадлежащих к одному и тому же роду, показывает, сколь сильное морфологическое различие может возникнуть в процессе эволюции, не сопровождаясь развитием репродуктивной изоляции.

3. *Степень различия между гибридизирующими популяциями в родственных видах.* Подвиды или группы подвидов внутри одного вида иногда временно обособляются друг от друга из-за возникновения географической преграды, но сливаются вновь после того, как эта преграда исчезает. Свободное скрещивание, которое часто происходит между такими подвидами даже после того, как морфологическое различие достигло значительной величины, доказывает их конспецифичность. Хорошие примеры такого свободного скрещивания морфологически сильно дифференцированных популяций известны среди птиц Северной Америки, у некоторых юнко (*Junco*) и у американских дятлов (*Colaptes*) (Шорт, 1965). Это следует принимать во внимание при установлении ранга изолированных популяций в таких родах.

Даже после применения всех этих критериев остаются некоторые сомнительные случаи. По разным причинам аллопатрические популяции сомнительного ранга лучше рассматривать как подвиды. Использование триноминальных названий дает важную информацию по двум пунктам: 1) о наиболее близких родственниках; 2) об аллопатричности. Такая информация очень ценна, особенно в больших родах. Географическое замещение, кроме того, наводит на мысль, что в процессе эволюции еще не выработалась ни репродуктивная изоляция, ни экологическая совместимость. Рассмотрение таких аллопатрических форм как отдельных видов практически мало целесообразно. Если же дальнейший анализ покажет, что такая форма была ошибочно низведена до подвидового ранга, ей можно снова придать статус хорошего вида.

**ПРОЦЕДУРА  
КЛАССИФИКАЦИИ**

В этой главе мы попытаемся описать процедуру распределения видов по высшим таксонам. Теория биологической классификации, на которой основана эта процедура, была рассмотрена в гл. 4. Проблемы, связанные с классификацией высших таксонов — ее можно назвать макротаксономией, — по большей части все еще остаются нерешенными. По сравнению с необычайной активностью на видовом уровне до самого недавнего времени не отмечалось особой активности на уровне высших категорий. Мы все еще находимся в ожидании новой систематики в области макротаксономии, хотя за последнее время было сделано немало серьезных попыток проникнуть в эту неизведанную область. В настоящее время крайне необходимо повысить интерес систематиков к методу таксономии как таковому, к характеру данных, на которых основываются таксономические выводы, и к построению логических умозаключений, в процессе которого из данных рождаются выводы. Возрождение интереса к методологии, вызванное работами Хеннига, Кэйна, Миченера, Симпсона и приверженцев численной фенетики, обещает в конечном счете привести к такому же прогрессу на уровне макротаксономии, к какому привела новая систематика на видовом уровне.

В прошлом таксономисты-зоологи были удивительно немногословны в отношении своих методов и путеводных нитей. Многие из их выводов, сколь бы здоровыми они ни оказывались, достигались посредством «осмотра» (*inspection*), посредством одновременной общей оценки всех легкодоступных данных.

Читателю демонстрировали только окончательный результат, а не шаги, которые привели к этому результату. Самый факт, что такой холистический подход столь часто позволял делать выводы, сохранявшие ценность в течение длительного времени и подтверждавшиеся последующими исследованиями, показывает, что в его основе, вероятно, лежал какой-то здоровый и действенный метод оценки. Последующим исследователям было бы полезно, если бы специалисты всегда указывали, как они получали и интерпретиро-

вали данные. Возникает подозрение, что нередко они приходили к своим результатам интуитивно, подобно математике Гауссу, которому приписывают слова: «У меня уже есть результат, но я еще не знаю, как его можно получить».

Еще не настало время, когда можно будет представить объективную и полную методологию макротаксономии. В данной главе сделана лишь попытка свести воедино противоречивые утверждения и взаимоисключающие процедуры и, что, вероятно, особенно важно, дать критику неверных подходов и предположений. Литература, на которую мы ссылаемся в различных разделах этой главы, позволит глубже ознакомиться с данной областью. Тщательное изучение ряда сравнительно недавних публикаций поможет читателю понять природу существующих разногласий и сомнений; к числу этих публикаций относятся: Миченер (1957), Инджер (1958), Симпсон (1961) и Майр (1965b).

Деятельность таксономиста удобно обсуждать, разбив ее на четыре этапа:

**А. Подготовительная деятельность.**

1. Распределение индивидуумов по фенонам и фенонов по популяциям (гл. 8).

**Б. Собственно классификация.**

2. Отнесение популяций к видам (гл. 3 и 9),

3. Объединение видов в высшие таксоны.

а. Определение родства.

б. Формальное разграничение таксонов.

4. Распределение таксонов по рангам в иерархии категорий.

В данной главе мы рассмотрим операции 3 и 4.

Одновременно с выполнением операций 2, 3 и 4 выделяемым таксонам даются названия (гл. 12 и 13).

### **10. 1. Объединение видов в высшие таксоны**

Приведенная выше фраза, казалось бы, подразумевает одну операцию, однако в действительности за ней кроются по крайней мере три операции:

1. Установление ближайших родичей каждого вида.

2. Отыскание разрывов, которые позволяют выделить группы видов и группы групп и решить, какие из этих групп следует формально различать как отдельные роды и какие не формально считать группами видов.

3. Сведение родов в группы таксонов все более и более высокого ранга и придание этим таксонам рангов соответствующих категорий таксономической иерархии.

Как мы сейчас увидим, эти три операции переходят одна в другую и влияют друг на друга. Такая сложность процесса классификации никоим образом не отражается в определении, данном

в разд. 4.1: «Зоологическая классификация — это распределение животных по группам на основании их сходства и родства». Прежде чем обсуждать различные этапы процесса классификации, следует выяснить смысл термина «родство».

*Родство (relationship)*. К сожалению, этот термин использовался в таксономической литературе в трех совершенно различных значениях. Для фенетиков родство и его синоним «близость» (*affinity*) обозначают просто невзвешенное сходство; для кладиста — это генеалогическое родство (4.3.5), т. е. общность происхождения; наконец, для эволюциониста — это установленное путем логических рассуждений генетическое сходство, определяемое как расстоянием от точек ветвления, так и темпом последующей дивергенции (4.8). Он определяет родственные взаимоотношения, оценивая «взвешенное фенетическое сходство». Использование слов «близость» или «родство» в тех случаях, когда имеется в виду только сходство, приводит к путанице, и этого следует избегать (Майр, 1965b).

#### 10.1.1. Обнаружение ближайших родичей некоторого вида.

Вопрос о том, какие формы являются ближайшими родичами данного таксона, во многих случаях настолько ясен, что не требует специального исследования. Однако во многих других случаях выбор далеко не столь очевиден, и возникает вопрос, с каким таксоном, *A* или *C*, лучше объединяется таксон *B*? Для того чтобы найти ответ, обычно применяется следующий способ. Все признаки, которые могут выявить родственные связи таксона *B*, или, другими словами, все признаки, относительно которых известно или предполагается, что они варьируют в группе, состоящей из таксонов *A*, *B* и *C*, сводят в таблицу (табл. 10).

Анализ табл. 10 показывает, что таксон *B* ближе к таксону *A* по одному набору признаков (*a*, *b*, *c*, *d*), тогда как по другому набору признаков (*e'*, *f'*, *g'*, *h'*) он ближе к *C*. Существует третий класс признаков (*i''*, *k''*, *l''*, *m''*), по которым таксон *B* отличается как от *A*, так и от *C*.

Таким образом, мы располагаем двумя группами данных: первых, относительный вес признаков *a*, *b*, *c*, *d* по сравнению с весом признаков *e'*, *f'*, *g'*, *h'*; во-вторых, информация, которую несут признаки, специфичные для таксона *B* (*i''*, *k''*, *l''*, *m''*). От каких признаков они скорее всего происходят: от соответствующих признаков таксона *A* или таксона *C* или же, возможно, они являются отчасти предковыми по отношению к эквивалентным признакам таксона *A* или *C*? Все эти вопросы — всего лишь несколько более усложненные модификации традиционного вопроса: сходен ли таксон *B* в большей мере с таксоном *A* или с таксоном *C*? Определение сходства является, следовательно, ключевой операцией при классификации. Независимо от того, сколь сильно расходятся теории классификации (4.3), сами процедуры классифици-

рования всегда сходны. Тщательная сравнительная оценка сходства и различий — первый шаг при всех способах классификации независимо от того, претворяется ли наблюдаемое сходство непосредственно в фенетическую классификацию или же его тщательно оценивают, прежде чем использовать в качестве основания для разграничения групп, которые считаются происходящими от общих предков. Поскольку в целом, чем более близкородственны две группы организмов, тем более они сходны друг с другом, «сходством» интересуются и фенетики, и эволюционисты. Они, однако, расходятся в определении и оценке сходства.

Таблица 10

ЧАСТОТА НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ В ТРЕХ РОДСТВЕННЫХ ТАКСОНАХ

Признаки	Таксон А	Таксон В	Таксон С
Общие для В и А	<i>a</i>	<i>a</i>	<i>a'</i>
	<i>b</i>	<i>b</i>	<i>b'</i>
	<i>c</i>	<i>c</i>	<i>c'</i>
	<i>d</i>	<i>d</i>	<i>d'</i>
Общие для В и С	<i>e</i>	<i>e'</i>	<i>e'</i>
	<i>f</i>	<i>f'</i>	<i>f'</i>
	<i>g</i>	<i>g'</i>	<i>g'</i>
	<i>h</i>	<i>h'</i>	<i>h'</i>
Специфичные для В	<i>i</i>	<i>i''</i>	<i>i'</i>
	<i>k</i>	<i>k''</i>	<i>k'</i>
	<i>l</i>	<i>l''</i>	<i>l'</i>
	<i>m</i>	<i>m''</i>	<i>m'</i>

**10.1.2. Сходство (similarity).** История таксономии решительно опровергает предположение, что сходство самоочевидно и не нуждается в тщательной оценке. Необходимы большие знания и опыт, чтобы не придавать значения поверхностному сходству и не оказаться обманутым поверхностным несходством. Таксономисту постоянно приходится принимать решения (в более сложных ситуациях), которые лучше всего проиллюстрировать на следующем примере. Покажите биологически необразованному человеку изображение акулы, дельфина и коровы и спросите: «Какие два из этих трех животных наиболее сходны?» — и очень часто вы услы-

шите в ответ: «Конечно, эти две рыбы!». Для зоолога этот случай не представляет затруднений. Однако значительная часть его работы в области таксономии состоит в том, чтобы отбросить ложное сходство и придать надлежащий вес мнимым различиям. Фенетиков, которых интересует лишь построение определительных схем, могла бы вполне удовлетворить классификация, которая объединяет дельфина с рыбами и производит *mutatis mutandis* все прочие фенетические отклонения от эволюционного группирования на основании одного лишь поверхностного сходства.

Таксономист-эволюционист, однако, рассматривает сходство лишь как фактический материал, на основании которого делается заключение о филетическом родстве. Он пытается проникнуть глубже поверхностных аспектов фенотипа, чтобы выявить лежащее в основе генетическое сходство. Он полагает, что таксоны, основанные на логически выведенном генетическом сходстве, имеют значительно большую прогностическую ценность, чем таксоны, основанные на поверхностном неоцененном сходстве.

Сходство, установленное на основании тщательной оценки относительного содержания информации в каждом признаке, почти всегда приводит к классификации, в которой таксоны действительно являются монофилетическими потомками общих предков. Бейдер (1958) справедливо отмечал, сколь незначительное влияние на классификацию млекопитающих оказали многочисленные находки ископаемых. Принятый в таксономии метод — построение классификаций на основе тщательно оцененного сходства — не часто уводит таксономиста с верного пути.

**10.1.3. Причины сходства.** Два таксона могут быть сходны друг с другом по разным причинам. Различные типы сходства имеют неодинаковую ценность при создании естественных таксонов, хотя мы еще не вполне понимаем суть этих различий. Общее сходство между двумя таксонами может слагаться из сходства четырех типов (см. также Кэйн и Харрисон, 1960).

1. Сходство, обусловленное наличием общих признаков, имеющих у общего предка.
  - а. Предковые признаки (симплезиоморфные по Хеннигу), имевшиеся также у одного из отдаленных предков.
  - б. Производные признаки (синапоморфные по Хеннигу), имевшиеся также у одного из менее отдаленных предков.
2. Сходство, обусловленное наличием общих независимо приобретенных фенотипических характеристик, порождаемых общим генотипом, унаследованным от общего предка (сходство вследствие параллельной эволюции).
3. Сходство, обусловленное наличием общих независимо приобретенных фенотипических характеристик, которые не порождены генотипом, унаследованным от общего предка (сходство вследствие конвергенции).

По относительной ценности этих признаков в смысле предоставления информации об общем происхождении (а следовательно,

о логически выведенном генетическом сходстве) их можно расположить в последовательности: 1б, 2, 1а, тогда как признак 3 не дает никакой информации. Но даже внутри трех первых типов сходство может иметь различную ценность (10.4).

**10.1.4. Методы определения сходства.** Как показывает история таксономии, почти для каждой группы животных предлагалось множество плохих классификаций, откуда можно сделать вывод, что установление естественных групп — нелегкое дело. С операциональной точки зрения для построения классификации необходимо одновременно рассматривать множество признаков во многих таксонах. Один из методов, используемых при этой процедуре, — разделение признаков на важные и неважные — часто приводит к ошибкам. Другой (одновременно используемый) метод — совершенствование классификации в процессе проб и ошибок, позволяющем постепенно достигать все большего приближения, — хотя и приводит в конце концов к успеху, но отнимает много времени и сил. Эти недостатки традиционных методов заставили искать другие подходы.

## **10. 2. Объединение в группы по невзвешенному фенетическому сходству**

Чтобы избежать недостатков традиционных методов, основанных на сравнении отдельных признаков, некоторые таксономисты стали искать какое-то мерило «общего сходства». Иммунологи полагали, что такой мерой может служить взаимодействие белков, а в самое последнее время в качестве такого мерила была выдвинута гомология первичных структур ДНК (7.4.9) (Хойер и др., 1964). Пока что ни один из этих методов не оправдал возлагавшихся на них надежд. Фенетики избрали иной подход. Они предлагают определять общее сходство количественно, объединяя оценки сходства, полученные при сравнении большого числа отдельных признаков.

**10.2.1. Количественное выражение сходства.** Недавние попытки выразить сходство количественно — не первые; такие попытки предпринимались еще примерно 100 лет назад. Сравнительно недавно Стертевант (1942) свел в таблицу 33 признака для 56 видов рода *Drosophila* и обнаружил, что между отдельными парами видов наблюдается сходство по разному числу этих признаков, варьирующему от 0 до 25. Когда в другую таблицу были сведены 11 дополнительных признаков, не рассматривавшихся в первой таблице, то оказалось, что виды, сходные по данным первой таблицы, сходны также и по второму набору признаков. Появление электронных машин сделало возможным использование более сложных методов вычислений. Начало новому направлению положили почти одновременно опубликованные работы Снита (1957),

Миченера и Сокала (1957) и Кэйна и Харрисона (1958), причем все эти авторы предлагали несколько разные методы. Детальное описание этих и других методов можно найти в гл. 6 и 7 книги Сокала и Снита «Принципы численной таксономии» (1963). Кроме того, сейчас ежегодно описывается много других методов. Л. Хилл выпускает специальный информационный бюллетень «Taxometrics», который содержит текущую библиографию, а также короткие сообщения относительно новых программ и модификаций программ, опубликованных ранее. Сейчас имеются программы для вычислительных машин, позволяющие реализовать почти все предложенные методы. В наши задачи не входит детальный обзор области, которой посвящена целая книга и по которой ежегодно публикуется более 50 журнальных статей.

Изменения в этой области происходят очень быстро, и поэтому все, что здесь написано, через 1—2 года может оказаться устаревшим. Каждый, кто хочет применить вычислительную машину к задачам классификации, должен тщательно следить за текущей литературой, а наше краткое рассмотрение может служить лишь самым элементарным введением.

**10.2.2. Сведение данных.** Первый шаг состоит в том, чтобы представить исходные данные в виде матрицы (табл. 11). В столб-

Таблица 11

МАТРИЦА ДАННЫХ  
(по Сокалу и Сниту, 1963)

Признаки	Таксоны					
	A	B	C	D	E	F
1	1	8	1	7	2	5
2	1	6	1	6	1	3
3	6	1	5	1	4	2
4	1	0	1	0	1	4
5	Н. ср. *	6	3	6	Н. ср.	1
6	Н. ср.	2	Н. ср.	3	1	1
7	8	2	7	2	5	5
8	1	6	1	6	3	4
9	1	8	1	8	2	4
10	6	1	6	1	5	2
11	3	3	3	3	3	3

\*) Не сравнивались.

цах (по вертикали) располагают таксоны, а в строках (по горизонтали) записывают признаки. Существует два способа учета признаков, представленных в такой таблице. Если нас интересует только наличие или отсутствие признаков, то мы можем обойтись знаками плюс и минус. Если же нужно оценивать разные состояния признака, то следует использовать численные значения; при этом следует все время помнить определение «признаков» в машинной таксономии (7.1.).

Такая матрица может быть рассмотрена с двух точек зрения. Анализ сопряженности пар признаков (рядов) называется методом R; этим методом исследуют корреляцию между признаками. Анализ же сопряженности пар таксонов называется методом Q. Этот метод фенетики используют при упрощающем допущении, что все признаки равноценны в смысле содержащейся в них информации. Каждый таксономист понимает, что это совершенно не соответствует действительному положению вещей. Когда Роджерс (1963) анализировал влияние различных особенностей на группирование экземпляров рода *Manihot*, то

... неизменно оказывалось, что каждая группа экземпляров обособляется по определенному числу особенностей, а остальные особенности не определяют группы. Некоторые особенности давали возможность определить мелкие группы, другие — более крупные группы, а третьи не имели никакого значения ни на одном уровне. Получалось, видимо, что некоторые характеристики и особенности служили для определения и описания групп, а другие — нет. Те, которые действительно помогли разделять и определять таксоны, имели больший вес, чем те, которые не участвовали в этом.

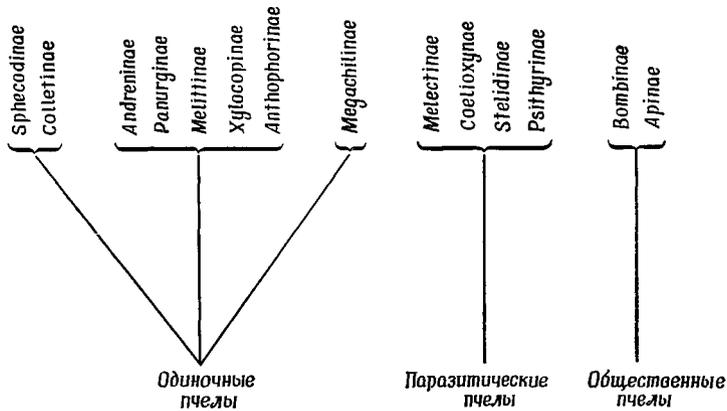
Тем не менее проведенные недавно исследования (Рольф, 1967) с использованием метода R, по-видимому, не привели к усовершенствованию классификации, полученной ранее с помощью метода Q.

Имеется много способов вычисления сходства между таксонами, основанных на методе Q. Было предложено три типа коэффициентов сходства: коэффициенты ассоциации, корреляции и дистанции. Каждый из них имеет свои достоинства и недостатки. Во многих отношениях наиболее удовлетворительный метод выражения различия между двумя таксонами состоит в вычислении расстояния между ними в многомерном пространстве (Сил, 1964). Электронные вычислительные машины дают возможность рассчитать таксономическое расстояние, даже если рассматривается много таксонов и признаков. Этот метод также имеет глубоко скрытые недостатки, которые до сих пор не преодолены. Как Бойс (1964), так и Минкоф (1965) показали, что различные математические методы рассмотрения одних и тех же исходных данных приводят к резко различной классификации.

**10.2.3. Число признаков.** В старых определительных схемах (ошибочно называемых классификациями) таксоны характеризовались монотетически, т. е. по отдельным признакам: В противо-

положность этому эмпирики уже в XVIII в. предлагали использовать максимально возможное число признаков. Этот совет в общем здравый, однако следует иметь в виду, что к характеристике видов и характеристике высших таксонов предъявляются разные требования. Видовые таксоны нередко могут быть выделены на основании одного-единственного признака. Например, фазану микадо (*Symaticus mikado*) острова Формоза и лентохвостой райской птице (*Astrapia mayeri*) Новой Гвинеи были даны названия на основании одного хвостового пера. Форма бакулюма млекопитающих иногда видоспецифична (фиг. 24), так же как хитинизированные части генитального аппарата членистоногих, окраска и песни птиц, звуки, издаваемые лягушками, прямокрылыми и цикадами. Иногда один-единственный признак может быть диагностическим и для высшего таксона. Однако высшие таксоны — это группы видов, и для их характеристики почти всегда приходится использовать ряд признаков, поскольку каждый признак или комплекс признаков может эволюировать независимо в каждой филетической линии или ветви. В таких случаях классификация, основанная на нескольких признаках или на одном признаке, окажется совершенно ошибочной. Например, на основании морфологии плаценты и плодных оболочек один автор предложил объединить лемуров с копытными, а не с высшими приматами, и Megachiroptera — с грызунами, а не с насекомоядными летучими мышами (Microchiroptera). Один орнитолог классифицировал сов на основании размеров и асимметрии наружного уха. Переисследование показало, что этот признак связан с пищевой специализацией и тесно коррелирован с климатическими зонами: тропические совы, которые находят свою жертву зрительно, имеют небольшие уши без кожных клапанов, тогда как совы умеренной зоны, охотящиеся долгими зимними ночами за грызунами, которых они находят с помощью слуха, имеют большие уши с широкими кожными клапанами. В целом слишком многие из ранних классификаций были построены на основании отдельных бросающихся в глаза комплексов признаков: паразитические пчелы противопоставлялись непаразитическим (фиг. 46 и 47); певчие птицы с коническим клювом (вьюрки) противопоставлялись певчим птицам, имеющим клювы другой формы, и т. д. Каждый специалист может привести подобные примеры из числа таксонов, с которыми он лучше всего знаком.

Ненадежность отдельных признаков привела к убеждению, что чем больше признаков положено в основу классификации, тем более надежна эта классификация, однако это не всегда справедливо. Даже большого числа невзвешенных признаков не всегда достаточно для построения однозначной классификации. Две классификации комаров рода *Aedes*, построенные Рольфом (1963), одна — на основании 77 признаков взрослых особей и другая —



Фиг. 46. Так называемая «практическая» классификация пчел (по Фризе), в которой паразитические виды рассматриваются как отдельная группа, никак не связанная со своими ближайшими родичами среди одиночных и общественных пчел.

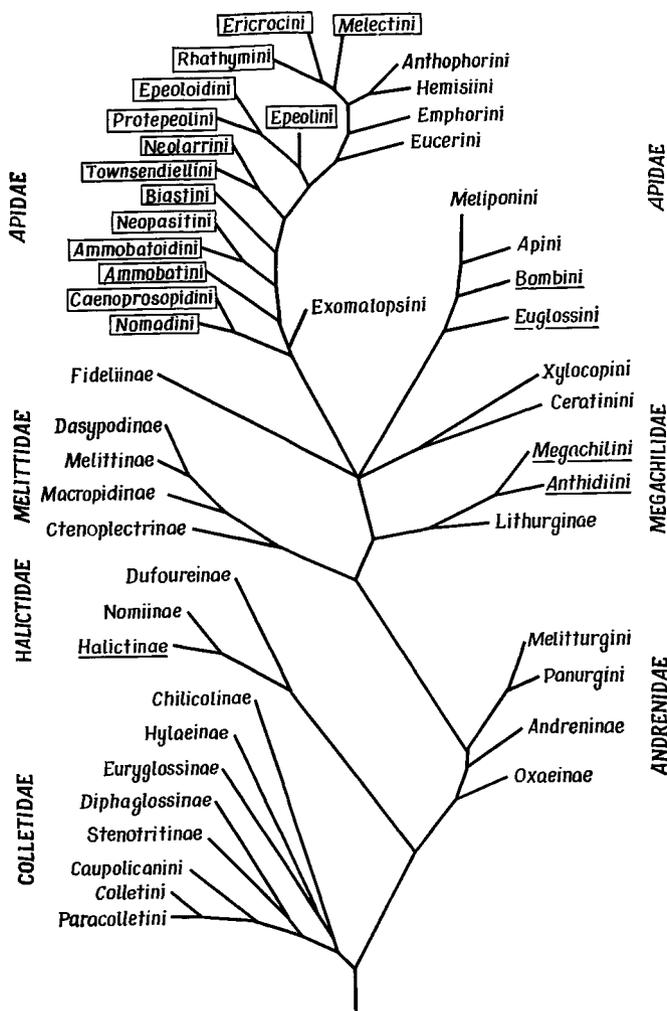
71 признака личинок, противоречивы до такой степени, что пришлось бы привлечь гораздо больше признаков, чтобы появилась хотя бы надежда привести их в соответствие. Кроме того, всегда существует вопрос, что считать признаком. Вид, особи которого имеют крупные размеры, может отличаться от родственного мелкого вида сотнями измеряемых признаков, однако все они могут быть всего лишь разными аспектами одного-единственного признака, а именно размера.

Методы, основанные на обработке случайно взятых и невзвешенных признаков, требуют использования большого числа признаков, желательнее больше 100. Такое количество признаков легко найти у членистоногих, особенно у насекомых; поэтому не удивительно, что для проверки этих методов использовались преимущественно пчелы, комары и клещи. Пока еще не решено, какими методами лучше всего пользоваться в морфологически однородных группах (таких, как птицы или низшие грибы), где чрезвычайно мало признаков, пригодных в качестве диагностических. Результаты факторного анализа наводят на мысль, что относительно небольшого числа признаков может оказаться достаточно, если уметь их правильно выбрать.

Число признаков, имеющих у данного таксона, ограничивает лишь терпение исследователя. Казалось бы разумным использовать не больше признаков, чем это необходимо для построения здоровой классификации. Большинство признаков содержит мало информации или же совершенно избыточно. Важно не число признаков, а их таксономический вес. Кендрик и Вересаб (1966) и Трокмортон (1969) показали, что многие, если не большинство,

признаков являются просто «шумом» (если рассматривать их информационную ценность) и, исключив их из рассмотрения, можно лишь увеличить эффективность группирования.

Если используется новый набор признаков, это может оказать на существующую классификацию один из трех эффектов: новые



Фиг. 47. Филогенетическая классификация пчел, в которой паразитические пчелы распределены в соответствии с их предполагаемыми родственными взаимоотношениями среди одиночных и общественных пчел (Миченер, 1944).

Названия целиком паразитических групп заключены в рамку, частично паразитических — подчеркнуты.

признаки 1) либо полностью подтверждают традиционную классификацию (что обычно случается); 2) либо приводят к явному усовершенствованию классификации; 3) либо вносят двусмысленность и противоречие, для устранения которых приходится привлечь дополнительные новые признаки. В настоящее время нельзя предсказать, какой из трех эффектов будет реализован в каждом конкретном случае.

**10.2.4. Недостатки чисто фенетического метода.** Многие авторы недавних публикаций отмечали недостатки методов и теории численной фенетики (см. последние тома «Systematic Zoology»).

К числу теоретических недостатков этого метода относится то, что он не дает возможности отличать феноны от таксонов. По характеру самого метода так оно и должно быть, поскольку конечным продуктом фенетической процедуры является определительная схема, а не биологическая теория и хорошая классификация должна быть именно такой. Другой теоретический недостаток состоит в допущении, что случайный выбор компонентов фенотипа приводит к правильному установлению свойств генотипа при условии, что анализируется достаточно много признаков. Видимый фенотип — это столь же малая часть общего потенциального фенотипа, как надводная часть айсберга по сравнению с айсбергом в целом. Поэтому степень невзвешенного фенетического сходства вовсе не обязательно соответствует степени генетического сходства. Существование видов-двойников убедительно доказывает, что резкие генетические различия могут не отражаться на видимом фенотипе. Противоположная крайность обнаруживается в случае групп, подобных райским птицам, где интенсивный половой отбор (Майр, 1942; Сайбли, 1957, 1959) привел к огромным фенетическим различиям между близкородственными видами, которые все еще полностью или в значительной степени плодовиты при скрещивании друг с другом. Только соответствующее взвешивание может перевести фенетические расстояния между родами райских птиц в классификацию, имеющую биологический смысл. Это доказывает ложность предположения, что каждый признак связан со столь большим числом генов, что случайная выборка может точно отражать свойства генотипа.

Здесь важно упомянуть электронные вычислительные машины и обработку данных с их помощью. Некоторые из тех, кто использовал ЭВМ для обработки данных, полагали, что при этом интеллект и теория становятся необязательными и мы можем просто целиком довериться вычислительной машине. Ничто не может быть дальше от истины. Вычислительная машина выполняет операции неизмеримо быстрее, чем человек, и при этом может одновременно обрабатывать гораздо больше данных, но вычислительная машина сама по себе не может обеспечить ни объективность исследования, ни разработку его основных принципов, и она беззащитна против

логических ошибок программиста. Очень прискорбно, что многие из первых работ по машинной таксономии исходили из неверной таксономической теории (см. также Гизелин, 1966b).

Придание равного веса всем признакам и случайный их отбор основаны на безоговорочном предположении, что в процессе эволюции генотип как целое изменяется гармонически, причем все его компоненты изменяются примерно с одинаковой скоростью. Мозаичная эволюция и многие другие эволюционные явления показывают, однако, что это предположение не соответствует действительности (10.4.5.).

Фенетический метод встречает также различные практические затруднения. Одно из них — его неспособность давать воспроизводимые результаты при некотором изменении в выборе признаков или в методах определения сходства (Бойс, 1964; Идес, 1965; Минкоф, 1965; Кендрик и Вересаб, 1966; Миченер и Сокал, 1966; Сокал и Миченер, 1967).

Этот метод в некотором отношении непрактичен, поскольку программирование в случае большого числа таксонов и при использовании примерно 100 (или более) признаков требует очень много времени. Специалист может не располагать таким временем, если он является единственным на свете специалистом по группе, содержащей 1000, 5000, а то и 20 000 видов. Чтобы иметь возможность выполнять работу по определению, а также быстро описывать виды и давать им названия, он вынужден использовать упрощенные методы классификации. Он сортирует многочисленные экземпляры и виды по «естественным группам» на основании их внешнего осмотра, оценивая при этом очень много признаков, большинство которых он не анализирует и не регистрирует в деталях (Андерсон, 1954). А *posteriori* он определяет, какие признаки этих естественных групп наиболее постоянны и наиболее легко распознаваемы.

Гораздо больше практических затруднений в применении чисто фенетического метода вызывает малочисленность таксономически полезных признаков в большинстве групп организмов. Насекомые и другие членистоногие, имеющие сильно скульптурированный наружный скелет, представляют единственное видимое исключение из этого правила, но даже в этих группах часто ощущается «отчаянная нужда в новых признаках», как недавно заявил специалист по роющим осам. После того как устранены из рассмотрения все признаки, имеющие малую ценность (10.4), часто не остается почти ничего. Для большинства из тридцати с лишним отрядов птиц до сих пор не известно, какой из других отрядов является их наиболее близким родичем. То же самое справедливо в отношении семейств певчих птиц (*Oscines*). Существует несколько резко различных классификаций губок, зависящих от относительного веса, придаваемого очень немногим имеющимся по этой группе признакам. В таких группах конвергентные адаптации создают

значительно больше сходства, чем обладание общими предковыми признаками. Среди птиц выюрки, пищухи, синицы, мухоловки и, возможно, бескилевые служат примерами групп, основанных на конвергентных признаках. Много таких примеров может назвать специалист по грызунам, змеям, хвостатым амфибиям, костистым рыбам, двустворчатым моллюскам и низшим беспозвоночным.

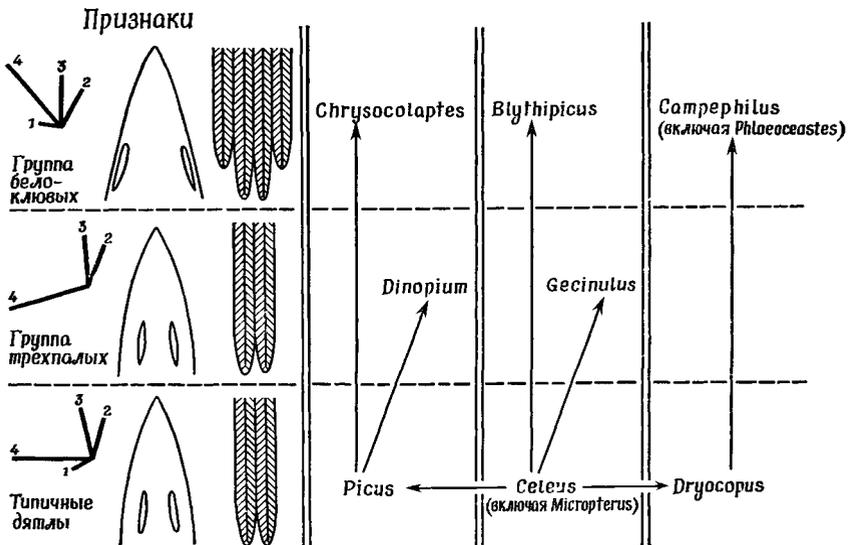
Существует два способа решить дилемму, связанную с малочисленностью полезных признаков: один — искать новые признаки (7.4), другой — пытаться извлечь больше информации из имеющихся признаков. Бок (1963) показал, как более глубокий анализ известных признаков иногда позволяет лучше понять филогению морфологически однородных групп. Чисто количественная обработка, при помощи которой несколько полезных признаков растворяются в большом числе бесполезных, справедливо высмеивалась Адансоном (Стефлю, 1965).

**10.2.5. Достоинства фенетического подхода.** Отказ от взвешивания вызывает наименьшие возражения в случае групп, классификация которых плохо разработана (особенно если она основана на одном признаке), и групп с многочисленными признаками, которые не являются избыточными. В таких таксонах применение этого метода дает группировки, которые явно лучше традиционных. Фенетический анализ может внести ясность при наличии нескольких конкурирующих классификаций. Например, роды земляных червей семейства *Megascolecidae* в трех почти одновременно опубликованных ревизиях относили к совершенно разным подсемействам. В одной из этих ревизий высшие таксоны основывались на расположении и числе известковых желез, в другой — на особенностях дистальных отделов половых путей у самцов, а в третьей — на структуре простатических желез и выделительной системы. Симс (1966) проанализировал с помощью коэффициентов ассоциации 43 признака у 30 видов (в 20 родах); получившиеся в результате группировки довольно хорошо соответствовали одной из ранее предложенных классификаций, а именно классификации, основанной на структуре простатических желез. Машинные методы оказались очень полезными и при исследовании клещей (*Asa-gina*) — группы, классификация которой также слабо разработана (Шилс, 1965).

Фенетический метод оказывается особенно неэкономичной процедурой в таких группах, классификация которых хорошо разработана, или же в группах, где очень мало таксономически полезных признаков. *Взвешивание приобретает тем большее значение, чем выше уровень категории таксона, положение которого мы пытаемся определить.* При сортировке видов внутри рода взвешивание играет относительно небольшую роль и в значительной мере произвольно. Но чем выше ранг двух сравниваемых таксонов, тем меньше число признаков, указывающих на родство. И чем меньше число пригод-

ных для использования признаков, тем тщательнее их следует взвешивать.

Еще слишком рано давать окончательную оценку феноетическому методу. Его теория, в большой мере (4.3.3) основанная на номинализме, наивна и не может служить базисом для работы в области эволюционной таксономии (Майр, 1965b). Однако в машинных методах как таковых скрыты огромные потенциальные возможности. Наибольший вклад, сделанный феноетиками, состоит в использовании вычислительных машин при выполнении процедуры классификации. Первоначальная цель — автоматизировать таксономическую процедуру, удалить из нее все субъективные оценки за первые десять лет — достигнута не была. «На современной стадии своего развития она [фенетика] не способна создать стабильную классификацию» (Сокал и Миченер, 1967). Использование разных признаков, разных видов одного и того же рода, разных мер сходства и методов группирования часто приводит к разным классификациям. Окончательный метод почти наверное будет представлять собой сочетание классического и нового машинного подхода. Тем не менее мы должны быть благодарны численным таксономистам за развитие новых методов и за стремление выяснить, какой из них



Фиг. 48. Конвергентное происхождение белоклювых дятлов от трех неродственных родов типичных дятлов (Бок, 1963).

Роды в трех вертикальных столбцах сходны по характеру окраски, что свидетельствует об истинном родстве. Сходство в строении ног, клюва и хвоста белоклювых дятлов рассматривается как следствие конвергенции.

дает наиболее информативные результаты. Методы взвешивания будут несомненно играть все возрастающую роль в машинной таксономии.

### **10. 3. Объединение в группы при кладистских подходах**

Вместо того чтобы брать за основу при объединении в группы «общее сходство», можно выделять группы на основании установленного логическим путем характера ветвления филогенетических линий. Все методы классификации, которые придают характеру ветвления главное значение, можно обозначить как кладистские.

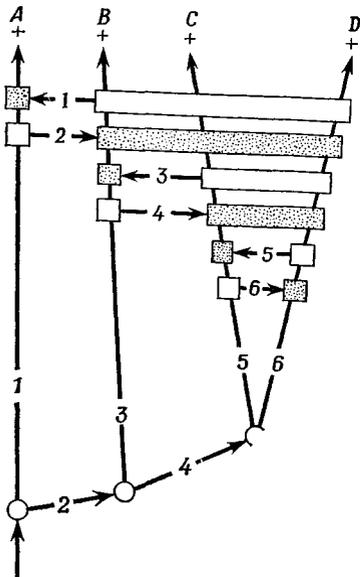
Общим для этих методов является то, что они пытаются: 1) определить число ветвлений филетических стволов, посредством которых различные таксоны отделяются друг от друга, и 2) восстановить последовательность, в которой происходили эти ветвления, что, вероятно, более важно. Эта стратегия издавна использовалась исследователями эволюции хромосом при определении последовательности, в которой происходили хромосомные инверсии и другие хромосомные мутации. Хенниг (1950, 1966) впервые начал систематически применять этот подход в таксономии (фиг. 49). Хорошим примером применения этого метода служит классификация европейских представителей семейства *Delphacidae*, созданная Вагнером (1962). Сходный подход обсуждает Уилсон (1965).

Несколько иной кладистский метод был развит Кемингом и Сокалом (1965) для выяснения филогении. Генетики человека (Кавалли-Сфорца и Эдвардс, 1964) и молекулярные биологи-эволюционисты (Фитч и Марголиаш, 1967) в значительной степени независимо разработали сходные методы. Все эти подходы имеют общую цель, а именно — разработать такую схему филетического ветвления, которая могла бы возникнуть в результате минимального числа эволюционных шагов, приведших к обособлению различных таксонов друг от друга.

После того как филетическая линия разветвилась на две отдельные линии, дальнейшее сохранение предковых признаков и приобретение новых производных признаков происходит в этих двух линиях независимо. Основное положение всех кладистских методов состоит в том, что чем позднее отделились от общего предка два вида (или два других таксона), тем больше они должны иметь общих признаков. Та же мысль, выраженная применительно к таксономическим признакам, сводится к тому, что распространение относительно нового признака будет ограничено потомками того конкретного вида, у которого этот новый признак впервые возник. Тщательное изучение распределения признаков в таксономической иерархии должно, таким образом, дать инфор-

мацию относительно объединения таксонов в группы и распределения их по рангам. Определение филетического возраста признаков является ключевой операцией в этом методе.

**10.3.1. Предковые признаки.** Поскольку таксоны должны состоять из потомков общего предка, важное значение приобретает разделение признаков на подобные, или идентичные, признакам предковой формы и на признаки, которые более или менее дивергировали от предкового состояния. Термины «примитивные» и «прогрессивные» (advanced) для этих двух классов признаков были унаследованы от прогрессионистских доэволюционных теорий (scala naturae и т. д.). Термин «примитивный» подразумевает простоту, и таким образом он часто вводит в заблуждение, поскольку сравнительная анатомия и изучение серий ископаемых показали, что одной из наиболее распространенных тенденций в эволюционных линиях является прогрессивное упрощение. Термины «прогрессивный» и «специализированный» для обозначения производного состояния признака неудачны по этой же самой причине. Хенниг (1950) использует термины *плезиоморфный* для примитивных и *апоморфный* для производных признаков или состояний признаков. Необходимо ввести какие-то простые понятные термины, не связанные ни с какой эволюционной теорией. Такими простыми и оценочными терминами могут служить термины *предковый* (ancestral) и *производный* (derived). Признак является *предковым*, если он не изменился существенным образом по сравнению с гомоло-



Фиг. 49. Метод Хеннига (1966) для определения групп, происшедших от наиболее близкого по времени предка.

Такие группы распознают благодаря тому, что они обладают минимум одним общим производным признаком (заштрихованные прямоугольники), таким, как признак 1 для таксона A, признак 2 — для таксона B+C+D, признак 3 — для B, признак 4 — для C+D. Это позволяет восстановить последовательность ветвления (= давность общего происхождения). Предковые признаки обозначены белыми кружками или квадратами.

гичным признаком у предка, и является *производным*, если он существенно изменился.

Какой-либо данный признак может быть как предковым, так и производным в зависимости от того, какие стадии филогенеза сравниваются. Наличие крыльев является предковым признаком у нелетающих птиц, но производным признаком у птиц в целом при сравнении их с рептилиями. В одних случаях определить предковое состояние данного признака в филетической линии легко, в других случаях это очень трудно. Хенниг (1950), Меслин (1952), Ремане (1952), Симпсон (1961) и Вагнер (1962) предлагают критерии, облегчающие правильный выбор. Реконструкция всей филогении лягушек (*Ampiba*) зависит от того, какие признаки считать относительно более примитивными (Инджер, 1967).

В некоторых высших таксонах, например у приматов, многие примитивные таксоны живут еще до сих пор, что дает возможность почти целиком реконструировать вероятную филогению путем установления взаимосвязей между ныне живущими формами — от лемурув до человекообразных обезьян. В других группах, подобных копытным, не сохранилось, как указывает Симпсон, ни одной из предковых форм, живших в начале третичного периода. Среди видов какого-нибудь рода нередко можно выделить один, имеющий набор признаков, который можно было бы ожидать найти у предкового вида данного рода. На дендрограммах такие виды часто помещают в точке происхождения рода, однако это может ввести в заблуждение. Лишь в редких случаях такой вид в буквальном смысле дал начало другим посредством отпочковывания периферических изолятов. Чаще ныне живущий «примитивный» вид является тем из многих потомков предкового вида, который в наибольшей степени сохранил предковые признаки. Такие консервативные виды имеют крайне важное практическое значение, помогая определить родственные взаимосвязи таксонов. Заключение относительно родственных взаимоотношений в значительной мере зависит от того, сколь надежно определена примитивность признаков. Если таксон консервативен по одному признаку, он очень часто консервативен также и по другим признакам, но, конечно, не всегда и крайне редко по всем признакам. Утконос по многим анатомическим характеристикам — наиболее примитивное из ныне живущих млекопитающих, особенно по сходному с рептилиями строению плечевого пояса и способу размножения, связанному с откладкой яиц. Однако он имеет высокоспециализированные зубную систему, клюв, ядовитую шпору и различные приспособления к водному образу жизни.

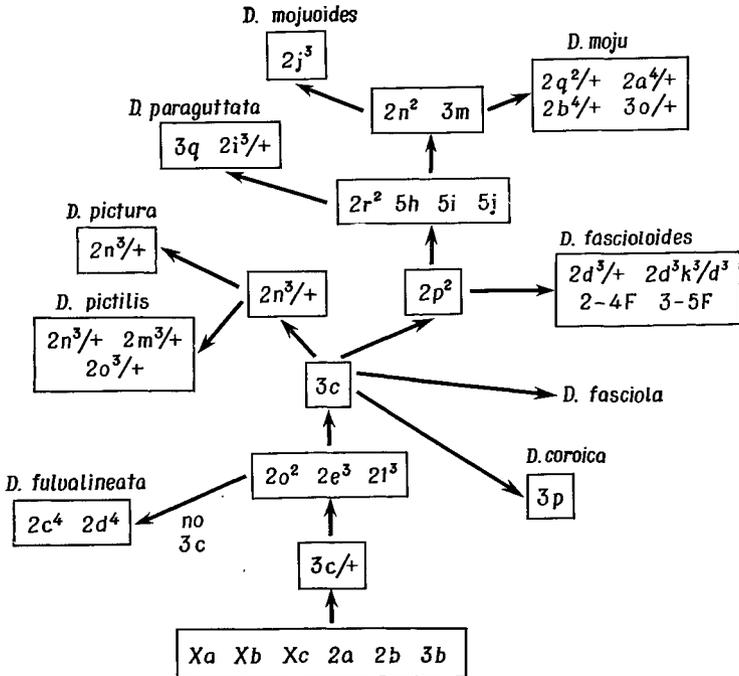
Предковые признаки или состояния признаков имеют различные свойства, которые помогают в их определении (Хенниг, 1950, 1966). Они обычно распределены без всякой закономерности среди обширной группы родственных таксонов, тогда как данный про-

изводный признак обычно характерен только для одной конкретной группы потомков (фиг. 49).

Чем шире распространен признак в системе, тем более отдаленное родство он выявляет (Хенниг, 1950, стр. 172) и тем дальше отстоит общий предок. Наличие позвоночного столба у всех позвоночных и наличие перьев у всех птиц служат иллюстрациями этого принципа. Однако обладатели данного признака не обязательно более родственны друг другу, чем другим таксонам, у которых этот признак отсутствует. Причина заключена в параллельной эволюции в направлении приобретения новых или утраты старых признаков. Например, пятипалые позвоночные (амфибии, рептилии, приматы и другие млекопитающие) не более родственны друг другу, чем непарнокопытным, парнокопытным, китам и другим непятипалым млекопитающим. Чем раньше филетическая линия приобрела некий признак или, как мы обычно говорим, чем старше признак, тем, видимо, прочнее он связан с генотипом в целом и тем теснее коррелирован с другими признаками. Предположение, что чем старше признак, тем раньше он закладывается в онтогенезе, вероятно, справедливо, но не доказано. Если оно и справедливо, это все-таки не подтверждает наличия рекапитуляции, поскольку нет никаких данных о том, что организм в процессе онтогенеза повторяет взрослые стадии своего филогенеза (как постулируют некоторые филогенетики). В сущности все имеющиеся данные опровергают подобное предположение.

Предковые признаки или состояния признаков представляют собой состояние, от которого легче всего могли бы произойти различные специализированные состояния. Например, цитогенетики показали для *Drosophila* (и для других организмов), что изменчивость хромосом среди близких и дальних родичей может быть представлена в виде определенной последовательности хромосомных мутаций (7.4.7). Предковым могло быть либо одно, либо другое конечное состояние (фиг. 50). Косвенные свидетельства (если нет непосредственных доказательств) обычно позволяют сделать определенный выбор между двумя альтернативами. Иногда предковым является промежуточное состояние, дающее начало двум дивергентным тенденциям. Различные эмпирические правила помогают определить предковое состояние. Если один таксон явно произошел от другого таксона, подобно тому как птицы и млекопитающие произошли от рептилий, предковое состояние может все еще в значительной степени сохраняться у предкового таксона. В самом деле, большинство признаков млекопитающих и птиц можно четко произвести от гомологичных признаков рептилий.

Иногда могут быть полезны различные филогенетические правила, такие, как правило Копа, правило Долло и другие (см. Ренш, 1959, 1960, и Симпсон, 1959a). Некоторые из этих эмпирических обобщений определено ошибочны (4.8), тогда как другие имеют



Фиг. 50. Филогенетическая схема хромосомных перестроек в подгруппе *fasciola* группы видов *Drosophila repleta*.

Предковый тип расположения указан в нижнем прямоугольнике. Стрелками показана последовательность хромосомных перестроек; гетерозиготные инверсии отмечены знаком плюс в знаменателе.

то или иное число исключений. Например, в противоположность тому, что утверждает правило Долло, утраченные предковые структуры иногда вновь появляются у потомков, если потенциальная возможность к этому сохранена в генотипе. Ясно выраженные щетинки на теле и папиллы на усиках вторично возникли у личинок ряда специализированных групп Нупенпортера, хотя они были ранее утрачены в процессе эволюции этого отряда насекомых (Эванс, 1965; см. также Меслин, 1952). Тщательная оценка каждого признака с тем, чтобы выяснить, действительно ли он представляет предковое состояние, помогает не только при разграничении таксонов, но даже в еще большей степени — при распределении их по рангам, необходимом для создания таксономической иерархии (10.5), и при расположении их в линейной последовательности.

**10.3.2. Вспомогательные данные.** Если все прочие свидетельства о родстве двусмысленны, можно иногда использовать два других источника данных.

*Паразиты* эволюируют вместе со своими хозяевами, но в некоторых случаях оказываются более консервативными. Поэтому родственные взаимоотношения иногда бывают более очевидны при рассмотрении паразитов, чем при рассмотрении самих хозяев (7.4.12). Трудность состоит в том, что паразит в некоторых случаях переходит к новому хозяину (более или менее неродственному старому хозяину), что несколько снижает ценность паразитологических данных. В сомнительных случаях следует проанализировать соответствие между различными паразитами. Большинство групп животных имеют по несколько паразитов из следующих паразитических таксонов: простейшие (особенно в крови), цестоды, трематоды, нематоды, скребни, веслоногие раки, клещи, вши, блохи и пухоеды. Представители одних из этих паразитических таксонов довольно легко переходят на новых хозяев, тогда как представители других удивительно специфичны по отношению к хозяину. Например, родство между человеком и шимпанзе (*Pan*) выявляется по четырем разным группам паразитов. Обсуждение различных аспектов этого метода можно найти у Бэра (1957).

*Географическое распространение* служит другим важным ключом для установления родства. Хенниг (1950) приводит многочисленные случаи, когда изучение характера распространения позволяло усовершенствовать классификацию (7.4.13).

В процессе непрерывного обновления фаун на всех материках более старые элементы часто бывают вынуждены отступать на южные материка (в Австралию и Южную Америку) или на такие острова, как Мадагаскар и Новая Зеландия. Именно эти реликты прежде более широко распространенных таксонов часто обладают предковыми признаками, от которых могут быть произведены состояния признаков более новых типов. Исследование реликтовых типов, сохранившихся в настоящее время только в этих периферических областях, часто имеет поэтому особую важность для реконструкции предполагаемых предковых признаков.

**10.3.3. Достоинства кладистского метода.** Тщательный анализ каждого таксономического признака, как этого требует кладистский метод, имеет значительную эвристическую ценность. Даже те таксономисты, которые отвергают предлагаемые кладизмом критерии распределения по рангам (10.5.2), часто считают полезным попытаться сделать заключение о филетическом возрасте каждого признака, поскольку это сильно способствует его таксономической оценке. На стадии группирования в процедуре классификации кладистский анализ действительно чрезвычайно полезен, но когда дело доходит до вывода заключений на основании данных, полученных кладистским методом, следует сделать две оговорки.

Первая носит операциональный характер: ни один из методов, перечисленных выше, не опробован в такой степени, чтобы можно было судить о его эффективности и надежности. Вторая (и более

важная): ни один из этих методов не учитывает в должной мере возможность мозаичной эволюции, параллельной эволюции и особенно их сочетания. Кладистский подход содержит сильный типологический элемент, требуя решений типа «да» или «нет» и предполагая, что все изменения признаков являются событиями уникальными. Другие трудности обусловлены изменениями направления эволюции и невозможностью в некоторых случаях определить предковое состояние. Вероятностные соображения, которые следует внести в кладистский подход, чтобы сделать его более надежным, неизбежно приблизят его к фенетическому подходу, и, возможно, лучшие элементы обоих подходов в конце концов можно будет объединить в один «синтетический» метод. Классический метод таксономии, несомненно, в значительной степени использовал такую «синтетическую» процедуру.

#### **10. 4. Заключение о родстве, выводимое на основании взвешивания сходства**

Опытные таксономисты всегда настаивали на том, что разные признаки в разной мере способствуют созданию разумной классификации. Чарлз Дарвин (1859), например, приводит несколько хороших эмпирических правил относительно оценки полезности тех или иных признаков. В связи с неудачей попыток фенетических и кладистских подходов автоматически создать объективно здравые классификации вновь пробудился интерес к традиционным методам таксономии. Взвешивание сходства для установления родства является ключевой операцией при этом подходе. Если она произведена правильно, то это позволяет создать классификации, долгое время сохраняющие свою ценность; если же взвешивание произведено неверно, то это ведет к многочисленным переменам и противоречиям. Ввиду кардинального значения критериев взвешивания их следует обсудить подробно.

**10.4.1. Априорное и апостериорное взвешивание.** Приверженцы Аристотеля и их последователи часто придавали априорные веса определенным признакам. Кэйн (1959а) отметил ошибочность этого подхода. Ни функция, ни заметность, ни какой-либо другой из известных аспектов признака не придает ему а priori больший вес, чем другим признакам. В самом деле, одно и то же различие в строении может иметь большой вес в одном таксоне и малый вес в родственном таксоне. Таксономист не должен также путать вес признака с его полезностью в диагностическом ключе. Всякое строгое следование выводам, сделанным на основании нескольких произвольно выбранных а priori признаков, неизбежно ведет к классификации, которая не является «естественной», т. е. имеет низкую прогностическую ценность.

Адансон и таксономисты-эмпирики последующего периода отвергли априорное взвешивание и заменили его эмпирической процедурой, которую, вероятно, лучше всего назвать *апостериорным взвешиванием*. Адансон удовлетворялся тем, что просто исключал из рассмотрения бесполезные и избыточные признаки; позднее, когда представление о естественных группировках животных стало более совершенным, авторы все больше стремились к тому, чтобы оценить относительные достоинства каждого признака. Важность такого подхода, несмотря на отдельные ошибки, лучше всего подтверждается тем, что все существующие хорошие классификации являются результатом такого апостериорного взвешивания.

Принятие эволюционной теории после 1859 г. не изменило этот метод как таковой. Она дала ему, однако, научное обоснование. Сейчас стало очевидным, почему одни признаки служат лучшими индикаторами естественных групп, чем другие. Разные признаки содержат чрезвычайно различное количество информации относительно происхождения их обладателей. *Взвешивание в таком случае можно определить как метод оценки количества содержащейся в данном признаке филетической информации*. Если признак *a* указывает на принадлежность вида к роду *A*, а признак *b* — к роду *B*, мы должны решить, какой из двух признаков (*a* или *b*) содержит больше информации. Нет необходимости давать точную численную оценку относительному весу каждого признака, да это и невозможно. Качественные формулировки обычно более важны, чем количественные. Чтобы отнести вид к надлежащему типу, важнее знать, что у него есть хорда, чем произвести тысячу измерений.

Научная основа апостериорного взвешивания не вполне ясна, но различия в весе каким-то образом зависят от сложности взаимоотношений между генотипом и фенотипом. Признаки, которые, видимо, являются продуктом большой и глубоко интегрированной части генотипа, содержат больше информации относительно других признаков (которые также являются продуктами этого генотипа) и, таким образом, важны таксономически. Признаки иного рода, такие, как моногенные и олигогенные признаки, а также признаки, отражающие поверхностное сходство, конвергенции и узкие адаптации, содержат мало информации относительно остального генотипа и, таким образом, представляют незначительную ценность при построении классификации. То общее, чем обладают потомки общего предка, это не просто один и тот же набор независимых признаков, а один и тот же целостный хорошо адаптированный гармонический генотип. Такой генотип имеет значительную эволюционную инерцию, и, по-видимому, необходимые приспособительные модификации могут накладываться на генотип, не разрушая его. Можно даже предположить, что те признаки данной филетической линии, которые наиболее тесно связаны с основным хорошо интегрированным генотипом, наиболее консервативны.

Симпсон (1962b) описал хорошие таксономические признаки как «легко наблюдаемые признаки, которые, как предполагается, довольно постоянны внутри таксонов, но различны в разных таксонах на любом из рассматриваемых уровней». Это хорошее эмпирическое описание, однако при этом необходимо тщательно изучить большие серии экземпляров, чтобы выяснить, являются ли признаки «достаточно постоянными», и разграничить таксоны (на основании изучения признаков!), прежде чем можно будет показать, что эти таксоны обладают различными признаками. Кроме того, это описание не помогает преодолеть трудности, вызванные различными типами сходства (10.1.2.), и некоторые другие трудности, которые будут упомянуты позже (10.4.5.). В сущности, именно проблема определения того, что представляет собой хороший признак, признак с большим весом, была основным источником забот таксономиста.

Методы апостериорного взвешивания были рассмотрены Хеннигом (1950, 1966), Ремане (1952), Меслином (1952), Кэйном и Харрисоном (1960), Симпсоном (1961) и Трокмортеном (1969). Общего обзора по этому вопросу пока что не было опубликовано, и здесь еще остается много неопределенного. С возрастом интереса к методологии появилась надежда, что могут быть созданы программы вычислительных машин, которые облегчат апостериорное взвешивание.

По существу большинство существующих методов численной таксономии уже связано в какой-то мере со взвешиванием, хотя бы в скрытой форме.

Классический подход состоял в том, чтобы идти назад от классификаций, которые создавали естественные группировки, к изучению признаков, разграничивающих такие естественные группы. Зубная система млекопитающих, жилкование крыла и строение гениталий у насекомых, строение костного неба у птиц — таксономические признаки, которые довольно постоянны внутри групп, представляющихся естественными, и этим признакам, следовательно, придается большой вес. Каждый из этих предпочитаемых таксономических признаков иногда (а в некоторых группах — довольно часто) оказывается непригодным. Число шейных позвонков (семь) — признак класса у млекопитающих, тогда как у птиц это даже не родовой признак; например, он варьирует от 23 до 25 в роде *Cygnus* (лебеди). Единственная причина, почему определенным признакам придается большой вес, состоит в том, что многие поколения таксономистов убедились в надежности этих признаков для предсказаний относительно их связи с другими признаками и для определения принадлежности ранее неизвестных видов.

Утверждение, что метод проб и ошибок при усовершенствовании классификации громоздок и неэкономичен, вполне справед-

ливо. Проведение успешного апостериорного взвешивания признаков требует досконального знания истории предшествующих классификаций данной группы и способности давать оценки. Однако до сих пор не найдено метода, который был бы явно лучше. Делаются первые шаги в развитии машинных методов, которые позволяли бы отбирать признаки, имеющие особый вес при классификации (например, Трокмортон. 1969). Пока такие методы не получили дальнейшей разработки и не опробованы более тщательно, можно лишь дать обзор тех соображений, которые обычно принимаются во внимание при взвешивании. Эти соображения будут сохранять свое значение во всех группах с небольшим числом таксономических признаков.

**10.4.2. Признаки с большим весом.** Можно сделать некоторые обобщения относительно признаков с большим таксономическим весом.

*Сложность.* Сложные структуры имеют больший вес, чем простые структуры, даже если последних больше. Это одна из причин того, почему хитинизированные структуры генитального аппарата членистоногих имеют столь большое таксономическое значение. Они обычно в высшей степени сложны и иногда резко различаются даже у близкородственных видов. Вероятность того, что виды, которые лишь отдаленно родственны, могли стать сходными по таким структурам в результате конвергенции, крайне низка. К этой категории относятся также такие признаки, как сложные орнаментации, сложное строение поверхности зубов, сложные рисунки окраски и т. д.

*Наличие общих производных признаков.* Хенниг (1950 и позднее) сформулировал принцип, которому следовали многие поколения таксономистов, но который, видимо, никогда прежде не был кратко выражен. Этот принцип гласит: «Таксоны следует определять на основании общих производных признаков (синапоморфии), а не общих предковых признаков». Сила этого принципа очевидна. Если две формы имеют общий примитивный (предковый) признак, это может быть связано с тем, что они еще не утратили этот предковый признак, а вовсе не с их близким родством. Приобретение двумя таксонами одного и того же нового признака в процессе эволюции почти неизменно является результатом тесного родства и лишь в редких случаях — конвергенции.

*Постоянство.* Признак, который постоянен «повсюду в пределах больших групп видов» (Дарвин, 1859), имеет больший вес, чем изменчивый признак. Фэррис (1966) считает, что низкой фенотипической изменчивости следует придавать очень большой вес. Поскольку моногенные признаки иногда обладают низкой изменчивостью, этот принцип, вероятно, имеет ценность только в отношении сравнительно сложных (полигенных) признаков.

*Приуроченность к определенной группе.* Признак, который по-

стоянно встречается в одной группе и столь же постоянно отсутствует в родственных группах, имеет явно больший вес, чем признак, встречающийся спорадически в нескольких группах, хотя и с разной частотой.

*Принцип Дарвина.* Таксономисты издавна подчеркивали относительную важность признаков, которые не являются частными адаптациями *ad hoc*, а представляют собой просто, так сказать, проявление лежащего в их основе генетического сходства. Как это излагал Дарвин (1859, стр. 414), «чем меньше какая-либо часть организма связана с какими-либо особыми функциями, тем больше она имеет значения для классификации». Именно поэтому рисунок окраски у птиц, форма коренных зубов млекопитающих, особая схема редукции или слияния жилок крыла и строения хитинизированных частей генитального аппарата у насекомых имеют столь большую ценность при классификации. Возможно, что в некоторых случаях конфигурация той или иной из этих структур имеет адаптивное значение, которое пока еще не выяснено. Однако в большинстве случаев более вероятно, что генотип, ответственный за конфигурацию структуры, был сформирован естественным отбором и имеет адаптивную ценность как целое. Принцип, согласно которому признак, являющийся продуктом общего генотипа, обладает большим таксономическим весом, скорее, чем признак, представляющий специализацию *ad hoc*, имеет широкое приложение.

*Признаки, не подвергшиеся воздействию экологических сдвигов.* В большинстве высших таксонов имеются подчиненные таксоны (виды в родах, роды в семействах и т. д.), которые совершили экологический сдвиг. Любой признак, не подвергшийся воздействию такого сдвига, имеет больший вес, чем признаки, подвергшиеся его воздействию. У крохалей (*Mergus*), о которых будет сказано в следующем разделе, окраска пуховиков, особенности брачного поведения и другие признаки, не изменившиеся под влиянием сдвига в нишу ихтиофага, имеют больший вес, чем признаки, изменившиеся в результате этого сдвига.

*Коррелированные признаки.* Все таксономисты признают, что при установлении родства они полагаются больше на комплексы коррелированных признаков, чем на любой другой ключ. Однако при взвешивании признаков следует четко различать корреляции двух типов: одни — имеющие очень большой, и другие — имеющие очень малый вес. Малый вес имеют признаки, которые функционально коррелированы и не заслуживают рассмотрения в качестве отдельных признаков, поскольку, будучи членами единого функционального комплекса, являются избыточными (10.4.3). Большой вес имеют признаки, которые не коррелированы функционально, но обнаруживаются у членов одного и того же таксона, поскольку эти признаки являются фенотипическими проявлениями предкового хорошо интегрированного генного комплекса, подобно, скажем,

диагностическим признакам Deuterostomia или Chordata. Этот тип соответствия можно назвать филетической корреляцией. При сравнении видов двух четко определенных высших таксонов, например таксонов *A* и *B*, всегда обнаруживается, что все виды в пределах каждого таксона имеют определенные общие, функционально не коррелированные признаки, которых нет у видов другого таксона, и наоборот. Виды таксона *A* могут иметь признаки *a*, *b*, *c* и *d*, виды таксона *B* — признаки *e*, *f* и *g*. Мы приходим к заключению, что наличие общих признаков у видов, входящих в высший таксон, есть результат общности происхождения, и придаем таким согласующимся, т. е. филетически коррелированным, признакам (подобным *a*, *b*, *c*, *d* и *e*, *f*, *g*) большой таксономический вес. Признак, который согласуется с наибольшим числом других признаков, имеет наибольший вес. Каждый вид такого высшего таксона имеет, конечно, много дополнительных признаков, которые не принадлежат к подобным комплексам коррелированных признаков.

Представляет ли собой данная ассоциация признаков функциональную или филетическую корреляцию, не всегда очевидно с первого взгляда. Для объяснения этого иногда приходится проводить тщательный функциональный анализ. В некоторых случаях между ними в сущности нет четкой границы. Многие комплексы филетически коррелированных признаков могли первоначально возникнуть как функциональные комплексы, в которых генетическая интеграция сохранилась даже после того, как функциональная корреляция была нарушена вследствие изменения функции отдельных компонентов.

**10.4.3. Признаки с малым весом.** Каждый специалист знает, какие признаки в исследуемой им группе «ненадежны», т. е. являются плохими показателями родства. Они имеют малый вес при объединении таксонов в группы. Перечисленные ниже признаки обычно относят к этой категории.

При прочих равных условиях признаки, имеющие свойства, противоположные свойствам признаков с большим весом (10.4.2), имеют малый вес.

*Большая изменчивость.* Все признаки, подверженные сильной или незакономерной изменчивости, попадают в эту категорию. Характер ветвления артерий у позвоночных может быть различным не только у разных особей одной и той же популяции, но даже в левой и правой половине тела. Поэтому различия в ходе артериальных сосудов далеко не столь полезны при классификации, как полагали некоторые авторы. Жилкование крыльев дает важные признаки для классификации насекомых, но Сотавалта (1964) показал, что изменчивость этого признака у бабочек-медведиц (*Arctiinae*) значительно больше, чем считалось ранее, и что традиционная классификация родов этого семейства, основанная на жилковании крыла, нуждается в основательной ревизии.

Известны признаки, сильно варьирующие внутри групп явно родственных видов и обнаруживающие столь же большую изменчивость в группах лишь отдаленно родственных видов. К числу таких признаков относятся наличие или отсутствие полос у улиток или крупные размеры тела в некоторых группах млекопитающих.

Термин *изменчивый признак* может иметь несколько значений. Он может означать, что данный признак то присутствует, то отсутствует у членов одной и той же популяции или вида. Он может означать, что данный признак бывает выражен в самой различной степени у разных представителей одного и того же вида или популяции. Но он может также означать, что признак, будучи постоянным в пределах данного вида, либо присутствует, либо отсутствует в естественной группе, образующей высший таксон. Изменчивость признаков высших таксонов может иметь совершенно иной смысл, нежели изменчивость признаков популяции.

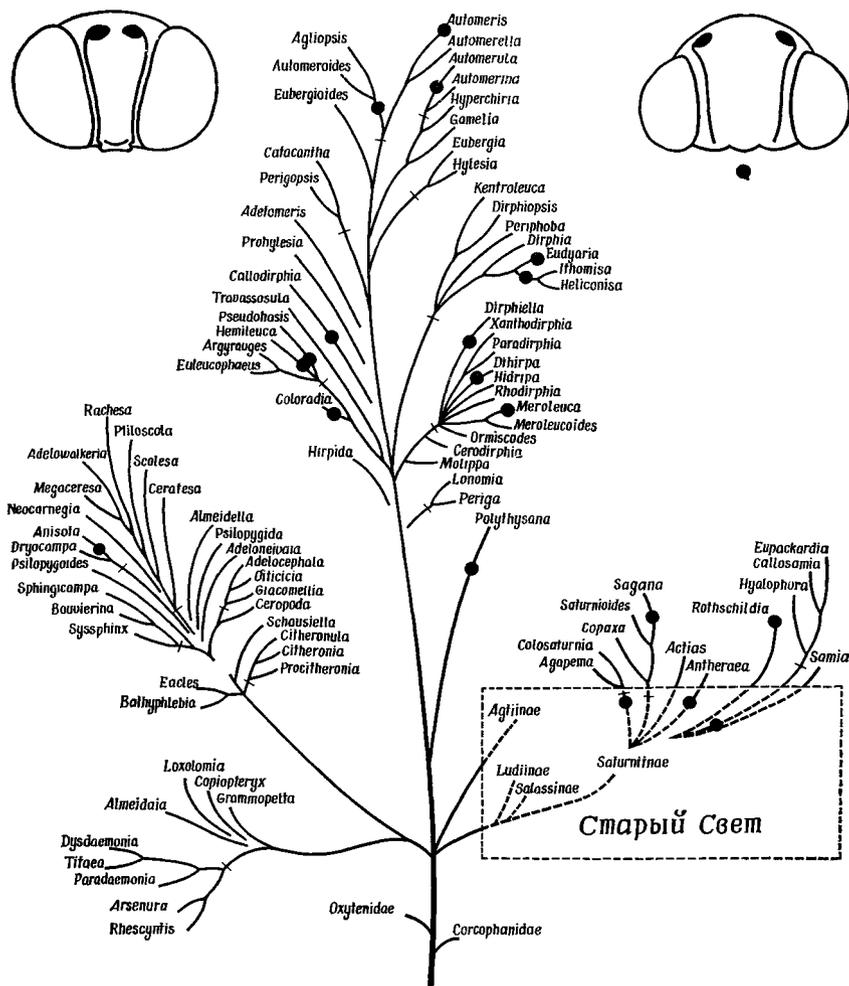
Признаки, совершенно не подверженные изменчивости, имеют малый вес (например, наличие двух глаз в таксонах позвоночных).

Признаки, которые слишком трудно (или слишком долго) определять, такие, как число шерстинок у млекопитающих или некоторые физиологические константы, имеют малый вес.

*Моногенные или олигогенные признаки.* Простой моногенный признак, подобный признакам, которым свойствен сбалансированный полиморфизм, обычно варьирует независимо от других признаков. Такой признак содержит мало филетической информации. Распределение моногенных признаков (подобных альбинизму) в царстве животных часто довольно случайно.

*Регрессивные признаки (утраты).* Любого рода регрессивный признак обычно имеет малый таксономический вес, поскольку подобные утраты могут произойти независимо в филетических линиях, связанных более или менее отдаленным родством. Таксоны, основанные на утрате глаз, утрате крыльев или жилок крыла у насекомых, утрате пальцев нижних конечностей или других придатков у млекопитающих и птиц, утрате зубов у млекопитающих или сегментов у сегментированных животных, нередко оказываются неестественными. Тенденции к упрощению часто закономерно реализуются в разных филетических линиях. Утраты могут быть результатом спецификации окружающих условий (утрата глаз в пещерах, крыльев на островах, расположенных в штормовых районах океанов), или же они могут отражать некие тенденции высшего таксона, независимо и многократно реализующиеся в различных входящих в него низших таксонах. Песчанка (*Calidris alba*), например, утратила рудиментарный задний палец, который еще сохранился у родственных ей песочников, и была по этой причине выделена в особый род (*Crocethia*), однако эта птица более близкородственна некоторым видам рода *Calidris* (*minutilla* и *pusillus*), чем эти виды другим видам рода *Calidris* (*acuminata* или

*melanotos*). Миченер (1949) показал, как независимая утрата признаков ведет к ложному сходству у бабочек-сатурнид (фиг. 51). Неотения (половое размножение в личиночном состоянии) также иногда приводит к ложному сходству и к созданию неестественных таксонов. Поскольку утрата какой-либо структуры или свойства может неоднократно происходить в независимых линиях, таксоны,



Фиг. 51. Филогенетическое древо сем. Saturniidae Нового Света (Миченер, 1949)

Все линии, в которых размер глаз сильно уменьшен, отмечены черными кружками. Нор малые глаза изображены вверх слева.

основанные на отсутствии признаков, часто оказываются полифилетическими и неестественными.

*Узкие специализации.* Такие признаки, как утрата органа или песочная окраска птиц и млекопитающих пустынь, отражающие давление какого-то одного фактора отбора, имеют меньший таксономический вес, чем можно было бы предполагать, судя по их заметности. Как это выразил Дарвин (1859), «ничто не может быть ошибочнее ... взгляда ... что наибольшее значение в классификации имеют те особенности строения, которые определяют образ жизни и место, занимаемое известным существом в экономии природы» (см. также 10.4.2).

Это можно иллюстрировать примером. Группа рыбацких уток крохали (*Mergus* и др.) приобрела в связи с питанием рыбой ряд адаптаций *ad hoc*, таких, как обтекаемое тело и голова и длинный тонкий клюв с многочисленными роговыми зубами. В связи с этим некоторые орнитологи выделяли их в отдельное семейство. Позднее было показано, что крохали похожи на гоголей (*Vicperhala*) по основным чертам брачного поведения, окраске пуховых птенцов, анатомии внутренних органов и по характеристикам белков. Представители этих двух групп, кроме того, часто дают гибридов. В связи с этим таксономическая ценность приспособлений, связанных с питанием рыбой, резко понизилась и крохалей объединили в одну трибу с гоголями. По признакам, связанным со сдвигами в иную пищевую нишу, особенно легко возникают бросающиеся в глаза различия или, наоборот, — конвергентное сходство.

Структурные адаптации, сопровождающие переход в новую пищевую нишу, могут происходить очень быстро и обычно имеют малый таксономический вес. У птиц, например, и особенно у певчих птиц, клюв очень пластичен, и клювы мухоловок, вьюрков, славков, дроздов и сорокопутов развивались независимо много раз. Различные подвиды одного и того же вида могут иметь клювы резко различных типов, что показывает, как быстро может происходить сдвиг от одного типа к другому. Строение зубов и челюстей у цихлидовых рыб в африканских озерах также иллюстрирует принцип быстроты пищевых адаптаций. Это справедливо и в отношении различий по любым другим признакам, возникающих в результате давления какого-либо одного фактора отбора; к таким признакам относятся, например, локомоторная специализация или вторичные половые признаки, развившиеся в результате полового отбора (пример — райские птицы).

*Избыточные признаки.* Как указывалось в разд. 10.2.3, утверждение о том, что чем больше число признаков, лежащих в основе классификации, тем она лучше, не всегда справедливо. Здесь существует закон уменьшения полезной отдачи, поскольку разные компоненты фенотипа (= разные признаки) могут представлять собой плейотропные или функционально коррелированные аспекты

одной и той же информации, заложенной в генотипе. *Признак избыточен, если он полностью коррелирован с другими признаками.* Одни лишь большие размеры могут привести к тому, что вид *A* будет казаться более сходным с видом *B*, чем с третьим мелким видом *C*, хотя, исключив фактор размеров и полностью коррелированные с ним эффекты, можно обнаружить, что вид *A* в действительности гораздо более близок к виду *C*, чем к виду *B*. Пропорции часто служат более чувствительными индикаторами родства, хотя при этом следует тщательно оценивать эффекты аллометрии (Гулд, 1966). Тенденция к увеличению числа меристических элементов может быть в действительности одним-единственным фактором, хотя эта тенденция может затрагивать все части тела и все придатки, дающие меристические признаки. Учитывать каждый из них по отдельности значило бы сильно исказить действительное сходство.

Та же опасность избыточности всегда существует и в случае комплексов функциональных признаков. Верхейен (1956) на основании анализа более чем 50 признаков поместил нырковых буревестников (одно из семейств трубконосых) в тот же отряд, что и чистиковых (в действительности родственных чайкам), поскольку почти все использованные им признаки принадлежали к числу локомоторных адаптаций для ныряния с помощью крыльев. Степень установленного путем логических умозаключений родства между человекообразными обезьянами до недавнего времени определялась неверно, поскольку классификация базировалась почти исключительно на признаках, связанных с адаптациями к передвижению по деревьям и с адаптациями к пережевыванию растительной пищи. Клюв, язык, мягкое небо, костное небо, челюстные мышцы и другие структуры головы птиц — все это адаптировано к особой пищевой нише, которую занимает данный вид. Отдельным чертам этих структур нельзя придавать такое же значение, как соответствующему числу независимых признаков.

Считать и оценивать при классификации можно только те признаки, которые достаточно «независимы» друг от друга. Вопрос о точном смысле прилагательного «независимый» и его определение остается спорным. Частичный выход из положения состоит в том, чтобы уменьшать вес признаков в соответствии со степенью их коррелированности, однако при этом надо иметь в виду, что корреляция между признаками может быть вызвана двумя совершенно разными причинами — функцией или филогенией.

Пока что не вполне ясно, когда следует рассматривать филогенетически коррелированные признаки как избыточные. Умеренная степень избыточности может быть полезна для подтверждения какой-либо уже предложенной классификации. В остальном же она будет вводить в заблуждение или, в лучшем случае, приведет к напрасной трате времени. Иногда очень помогают различные мате-

матические методы, такие, как корреляционный анализ и факторный анализ. Используя таксономические признаки, таксономист должен остерегаться избыточности и стараться вместо этого рассматривать как можно больше независимых проявлений генотипа.

**10.4.4. Резюме.** Суммируя опыт, накопленный таксономистами в отношении взвешивания признаков, можно сказать, что классификация, основанная на филетическом взвешивании, имеет многочисленные преимущества. Это единственная известная система, имеющая здравый теоретический базис; ее прогностическая ценность выше, чем у классификаций другого рода; она стимулирует последовательное сравнение, один за другим, признаков организмов, между которыми предполагается филогенетическое родство; она способствует изучению дополнительных признаков в целях повышения разумности классификации, а следовательно — количества содержащейся в ней информации и прогностической ценности. Наконец, она ведет к открытию интересных эволюционных проблем. Таким образом, классификации, основанные на филетическом взвешивании, не только имеют научные преимущества, но фактически в наибольшей степени могут соответствовать требованиям практики, обладая более высоким общим содержанием информации, чем искусственные системы.

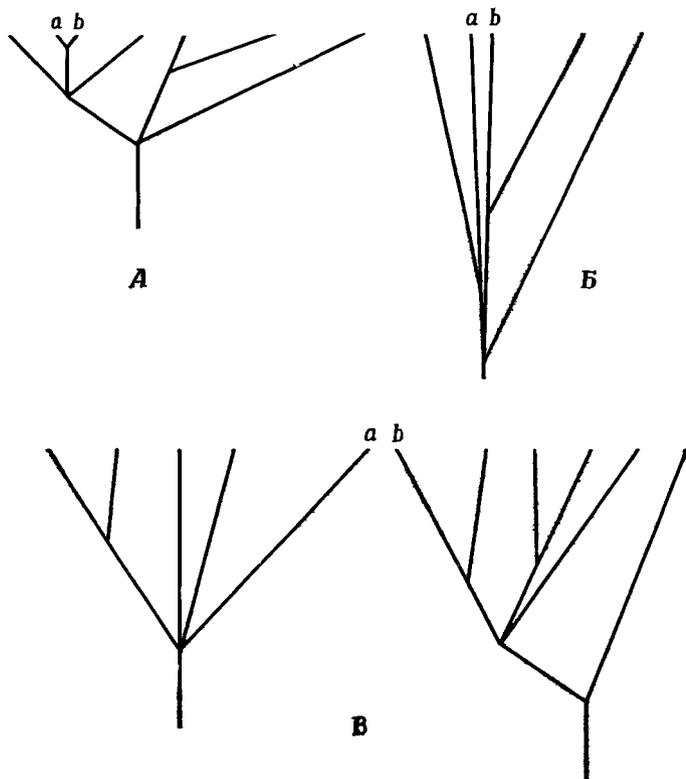
**10.4.5. Затруднения, возникающие при взвешивании и филетическом группировании.** Ряд трудностей, связанных с приданием соответствующего веса тому или иному признаку, был рассмотрен в двух предыдущих разделах. Здесь мы обсудим некоторые дополнительные затруднения.

*Обратимость.* В какой степени обратимость может быть причиной путаницы, не известно. Известно лишь несколько исключений из правила «необратимости», которое гласит, что структура или орган, будучи однажды утрачен, не могут быть приобретены вновь тем же самым путем. Немногочисленные исключения не уменьшают сколько-нибудь существенно ценности этого правила. Гораздо чаще, однако, встречаются случаи, когда вследствие утраты специализации прогрессивная форма вторично приобретает поверхностное сходство с примитивным предком. Как правило, такая деспециализация затрагивает только какой-то отдельный признак или комплекс признаков и не дает повода спутать ее с первичным примитивным состоянием.

*Конвергенция.* Вторичное приобретение некоторого признака двумя таксонами, не происходящими от общего предка, имеющего этот признак, называется *конвергенцией*. Бывают ли случаи, когда разные таксоны в результате адаптации к одному и тому же образу жизни стали настолько сходными, чтобы их разное происхождение нельзя было установить? Многие таксономисты полагают, что конвергенция создает наибольшие препятствия при построении истинно филетической классификации. В действительности же

трудности, возникающие вследствие конвергенции, преувеличиваются. Хотя конвергенция, затрагивающая отдельные признаки, целые органы или общую форму и пропорции, встречается довольно часто, конвергенция между целыми фенотипами неродственных организмов — явление крайне редкое, если оно вообще существует. Мне не известно ни одного такого случая среди высших организмов. Ни одно летающее млекопитающее, пресмыкающееся или членистоногое нельзя принять за птицу, так же как кита, тюленя или ламантина нельзя принять за рыбу. Конвергенция становится проблемой только в случае достаточно близкородственных форм в довольно однородных группах, особенно там, где схемы классификации основаны на малом числе признаков.

Конвергенция почти неизменно связана с адаптацией к сходным нишам. Зайцеобразных (зайцы и родственные им формы) объединяли при классификации с грызунами вследствие сходства



Фиг. 52. Три взаимноисключающие причины сходства между таксонами *a* и *b* (Майр, 1964).

средних (грызущих) резцов. Несколько форм явно неродственных зерноядных певчих птиц были объединены в семейство Fringillidae только потому, что все они имеют конический клюв. Другими известными примерами служат далекие в смысле родства, но сходные на вид семейства водяных жуков, имеющих обтекаемую форму; удивительно сходное строение передних ног у богомолов (Mantodea) и у сетчатокрылых (Neuroptera), а также внешнее сходство эктопаразитов позвоночных, принадлежащих по крайней мере к шести разным отрядам насекомых. Ярко выраженная конвергенция, вызванная необходимостью адаптации, наблюдается также по многим физиологическим свойствам, например конвергенция пигментов крови у морских беспозвоночных или нервных ядов у некоторых рыб и хвостатых амфибий. В большинстве случаев конвергенция ограничена отдельным признаком или функциональным комплексом признаков. Использование новых признаков неизменно приводит к выявлению неестественных совокупностей.

*Мозаичная эволюция.* Неодинаковая скорость эволюции разных черт у потомков общего предка, часто в сочетании с параллельной эволюцией, представляет собой, вероятно, наиболее частую причину затруднений при классификации. Предположим, что в основной филетической совокупности имеется семь эволюционных тенденций. Однако скорость, с которой реализуются эти тенденции, в каждой линии различна (см. табл. 2). В подобных случаях может оказаться затруднительным найти коррелированные группы признаков, что является почти необходимой основой для объединения таксонов в группы. К тому же каждый таксон будет обнаруживать различные сочетания примитивных и прогрессивных признаков. В связи с этим возникает вопрос, какой из семи тенденций следует придавать главное значение при группировании таксонов, а кроме того, становится совершенно невозможно выработать непротиворечивую последовательность таксонов. Среди специалистов всегда будут существовать разногласия относительно того, какая из этих тенденций специализации дальше всего увела от предкового состояния. Простого решения этой дилеммы не существует.

*Несоответствие между количеством информации, содержащейся в разных фенонах.* Построение отдельных классификаций, основанных на разных фенонах одного вида, скажем одной классификации, основанной на самцах, и другой — на самках, или одной — на личинках и другой — на имаго, часто приводит к разным результатам. Поскольку разные феноны либо генетически идентичны (молодые и взрослые особи), либо различаются только по генам, обуславливающим принадлежность к определенному полу или морфе, такое несоответствие выявляет недостатки метода анализа сходства. Противоречие между признаками личинок и взрослых обычно связано с тем, что каждая стадия приобретает определенные вторич-

ные специализации или вторично регрессирует, и только более глубокий анализ позволяет получить правильный ответ (7.4.5). Если это не помогает, то следует привлечь другие признаки (биохимические, поведенческие, хромосомные), чтобы сдвинуться с мертвой точки.

#### **10.4.6. Объединение видов в группы по взвешенному сходству.**

После длительного обсуждения того, как определить тип сходства, указывающий на общность происхождения, мы можем теперь вновь вернуться к нашему первоначальному вопросу: какие виды мы должны объединять в данную группу? Выполнение этой операции связано с тем, что каждый высший таксон (от рода и выше) состоит из группы видов, отделенной меньшими или большими разрывами от других групп (монотипический таксон — это «группа» из одного вида). Вид принадлежит к данной группе, поскольку его эволюционная история в основном соответствует таковой других видов этой группы, и таким образом — в эволюционном смысле — он более сходен с ними, чем с другими видами. В связи с формальным таксономическим выделением таких групп возникает ряд практических и операциональных проблем, которые обсуждаются в следующем разделе.

### **10. 5. Классификация и извлечение информации**

Определение сходства между видами представляет первый шаг в процедуре классификации. Это был бы также предпоследний шаг, если бы он неизменно приводил к созданию групп видов, которые были бы четко очерчены и столь же обособлены, как колибри, пингвины или летучие мыши. Никогда не возникает сомнений, является ли данное млекопитающее летучей мышью или нет. Даже летучие белки или летучие лемуры не могут быть приняты за летучих мышей. К сожалению, эволюция не столь методична, чтобы создавать только четко очерченные таксоны, аккуратно расположенные наподобие химических элементов в периодической таблице. Почти в каждой совокупности видов можно различить подгруппы и надгруппы видов, плотные и разреженные группы и изрядную долю промежуточных или очень изолированных видов — другими словами, обнаруживаются разрывы любой ширины. Искусство таксономии отчасти состоит в том, чтобы оптимальным образом отразить эту изменчивость в иерархии высших таксонов.

Именно на этом этапе процедуры классификации таксономист должен наиболее четко сознавать, что классификация представляет собой систему, обеспечивающую хранение информации и быстрое ее извлечение. Сложные взаимоотношения между видами и различные темпы ветвления и эволюционной дивергенции должны быть выражены в виде системы таксонов, распределенных по

надлежащим категориям таким образом, чтобы в результате получилась возможно более эффективная система хранения информации. Следует помнить, что одну и ту же информацию о родстве можно представить в виде весьма разных классификаций. Цель последующего рассмотрения состоит в том, чтобы ознакомить таксономиста с различными практическими и теоретическими соображениями, которые позволят ему создавать классификации, соответствующие двум требованиям: 1) объединять в группы наиболее близкородственные формы и 2) облегчать извлечение информации. Основной задачей классификатора должно быть такое разграничение таксонов и распределение их по рангам, которое удовлетворяло бы обоим требованиям.

**10.5.1. Формальное выделение таксонов.** Таксон определяется (1.2) как группа видов, получающая определенный ранг в иерархии категорий. Из этого определения с необходимостью следует, что эти две операции — формальное выделение таксонов и возведение их в тот или иной ранг — неотделимы друг от друга и должны рассматриваться совместно.

Именно этот этап классификации — формальное выделение таксонов и их распределение по рангам — является наиболее спорным в таксономии и все еще вызывает большие разногласия. Даже в тех случаях, когда достигнуто достаточное единодушие относительно сходства между видами, при переводе этих данных в формальные классификации обнаруживаются большие различия. Об этом свидетельствуют три группы данных:

1. *Исторические изменения.* Род, семейство и другие высшие категории не раз меняли свое значение на протяжении истории таксономии. Различные виды, выделявшиеся Линнеем, в большинстве случаев и сегодня еще считаются видами, тогда как статус выделенных им родов в большинстве случаев стал совершенно иным. Большинство линнеевских родов животных были впоследствии возведены в ранг семейств или даже более высоких категорий.

2. *Дробители и объединители.* Среди авторов-современников обычно существуют большие разногласия относительно предпочтительного среднего размера таксонов (10.5.3) и придаваемого таксонам ранга. В проведенных в одно и то же время исследованиях одного и того же высшего таксона можно столкнуться с резкими различиями в отношении распределения по категориям. Например, в учебнике зоологии Паркера и Хесуэла (1940) насекомые классифицируются как класс типа *Arthropoda*, а *Orthoptera* — как отряд с четырьмя подотрядами. В «*Handbuch der Zoologie*» (1926—1936) Кюкенталля насекомые рассматриваются Хандлиршом как подтип и *Orthoptera* делятся на два надотряда и четыре отряда.

3. *Разные стандарты в разных группах.* В разных ветвях животного царства по традиции принимаются крайне разные стандарты распределения по категориям. Например, разные авторы выделяют

у современных птиц разное (от 20 до 50) число отрядов. Различия между некоторыми из этих отрядов, вероятно, меньше, чем между некоторыми семействами насекомых или моллюсков. Семейства в отряде Passeres (певчие птицы) выделяются гораздо менее четко, чем в большинстве других групп животных. Подобная неравномерность обнаруживается по всей системе животных. Очевидно, высшие категории, особенно отряд и семейство, имеют различный смысл для специалистов в разных областях зоологии.

Причина такого полного отсутствия единого критерия распределения по рангам состоит в том, что высшие категории в отличие от видовой категории не имеют объективного определения. Они имеют лишь формальное определение, устанавливающее, что «высшая категория обозначает ранг таксона, который состоит из группы таксонов, имеющих ранг следующей более низкой категории, и который отделен разрывом от других таксонов, имеющих ранг той же категории». Надежного критерия, который позволил бы нам решить, следует ли данную группу видов возвести в иерархии категорий в ранг рода, трибы, подсемейства, семейства и т. д., не существует, в результате чего трудно найти двух авторов, имеющих единое мнение относительно разграничения таксонов и распределения их по рангам.

**10.5.2. Процедура распределения по рангам.** Для того чтобы избавиться от традиционной субъективности и условности, предлагались два метода автоматического установления ранга категории: кладистский и фенетический методы распределения по рангам.

*Кладистский метод распределения по рангам.* Кладисты (4.3.5) основывают ранг категории на геологическом времени, когда предок данного таксона отошел от родительского ствола или от семенной ветви. Этот метод приводит к ошибочным результатам, поскольку он игнорирует различия в темпах эволюции и путает генеалогическое родство с генетическим. Как правильно отметил Дарвин, степень модификации, которую претерпевают разные группы, очень различна. Хотя семейство Limulidae (мечехвосты) старше, чем отряд млекопитающих Carnivora, это не значит, что ранги этих двух таксонов следует поменять местами. Быстро эволюционирующие таксоны часто отвечают требованиям, эволюционирующие медленно, но было бы абсурдом требовать, чтобы последующая судьба дочернего таксона определяла ранг категории предкового таксона.

Пример птицы — крокодилы — рептилии (фиг. 15) наилучшим образом иллюстрирует эту проблему. Почти в любой совокупности родственных таксонов можно найти таксон, вступивший на новый эволюционный путь. Хотя точка его ответвления удалена во времени не больше, чем у родственных таксонов, такой таксон дивергировал сильнее. В этом состоит «проблема прежней группы»

(«ex-group problem») Миченера (1957). Во всех случаях, когда дивергирующий таксон действительно входит в новую, более обширную адаптивную зону, как птицы по сравнению с рептилиями или гоминиды по сравнению с человекообразными обезьянами, возведение дивергирующего таксона в категорию более высокого ранга оправдано. Такое отделение одного уклоняющегося таксона, ставшего на новый эволюционный путь, от другого таксона, с которым он разошелся в ближайшей точке ветвления, не противоречит принципу монофилии (4.3.5, а также Майр, 1965а). В большинстве случаев, однако, выделение уклоняющегося вида в категорию более высокого ранга (в отдельный род) или уклоняющегося рода в отдельное семейство ведет к дроблению классификации и снижает ее качество как системы извлечения информации.

Убедительные доводы против кладистского метода распределения по рангам дает также хронология паразитов и их хозяев (Оше, 1960). В отношении многих таксонов паразитов позвоночных, например, можно с большой вероятностью предположить, что они возникли вместе со своими хозяевами, т. е. в то же самое геологическое время. Следует ли данному роду цестод придавать ранг семейства или отряда по одному тому, что он является паразитом какого-то семейства или отряда позвоночных?

Следует ли надсемейство нематод *Ascaroidea* возводить в тот же ранг, что и класс *Cestoda*, поскольку обе группы стали паразитировать на позвоночных в одно и то же время? Другие аргументы против кладистского подхода см. 4.3.5 и 10.3.

*Фенетический метод распределения по рангам.* Фенетический подход состоит в том, чтобы, рассчитывая меру общего сходства между таксонами и устанавливая условные численные уровни различия для обозначения уровней категорий, «автоматически» определять правильный ранг каждого таксона. К сожалению, этот небиологический подход имеет множество недостатков.

Во-первых, в корне неверно количественно выражать сходство, сравнивая столь гетерогенные совокупности, как комплексы признаков разных таксонов (Гизелин, 1966b). Об этом убедительно свидетельствуют резко выраженные фенетические различия, обусловленные некоторыми не имеющими таксономического значения специализациями *ad hoc*. Резкие различия в специализации к добычанию корма у близкородственных видов и ярко выраженные вторичные половые признаки, как, например, у самцов райских птиц, создают очень заметные фенетические различия, имеющие весьма малое таксономическое значение (10.4).

Вторая причина, отчасти вытекающая из первой, состоит в том, что генетические различия между видами и высшими таксонами чрезвычайно неравномерно отражены в фенотипе (виды-двойники!). Кроме того, степень фенетического различия между высшими таксонами, предположительно обладающими сходным гене-

тическим различием, варьирует от отряда к отряду и от класса к классу. Оше (1960) указывает, например, что подразделения ленточных червей (цестод) отличаются друг от друга морфологически значительно больше, чем таксономические подразделения нематод. Принятие единообразного фенетического мерил для распознавания категорий привело бы к созданию крайне искаженной и необъективной системы.

Наконец, конкретный численный уровень сходства («уровень фенона», как его называют фенетики) сильно зависит от конкретного числового метода, примененного в данном случае, и часто не может быть воспроизведен повторно при использовании другого метода обработки данных на вычислительной машине. Причины, вследствие которых невзвешенное фенетическое сходство не может правильно отражать лежащую в его основе генетическую программу, обсуждались ранее (10.2).

Тем не менее существуют ситуации, когда фенетический подход полезен и даже необходим. Для успешного применения подхода, основанного на взвешивании (см. ниже), при котором группирование и распределение по рангам выполняется путем общего осмотра и общей оценки, требуется большой опыт и глубокое знание таксона. Начинающий или человек, имеющий дело с мало изученной группой, встретится со значительными трудностями при определении надлежащих критериев взвешивания. В качестве первого шага он безусловно должен использовать один из методов группирования при помощи вычислительной машины. Однако при этом он должен помнить, что автоматический метод недостаточен и что последующие решения (касающиеся размеров и распределения по рангам таксонов, которые следует формально выделить) должны основываться на тщательном взвешивании различных соображений, рассмотренных ниже (10.5.3).

Пока еще нельзя сказать, какой из методов группирования с применением вычислительной машины дает наилучшие результаты. Сокал и Снит (1963) предпочитают метод ближайших соседей (nearest neighbor method). Уирт и др. (1966) пытаются проводить группирование с использованием графов («graph clustering»), также основанное на принципе ближайших соседей, тогда как Уотсон, Уильямс и Ланс (1967) предпочитают «центроидную классификацию» («centroid sorting»). Дальнейшие опыты вскоре покажут, какой метод и при каких обстоятельствах имеет наибольшие преимущества. Соотношение между группированием (grouping) в классическом понимании и группированием (clustering) в понимании численной таксономии, пока еще не ясно.

*Распределение по рангам на основании взвешивания.* Вследствие недостатков автоматических подходов большинство таксономистов продолжают предпочитать классический подход, основанный на тщательном взвешивании многочисленных отдельных фак-

торов и соображений. Опытный таксономист знает, что каждая классификация является компромиссом между разными требованиями, часть которых порой противоречит друг другу.

Чаще всего возникает конфликт между практическими целями любой системы отыскания информации и нашим научным пониманием родственных взаимоотношений. Например, специалисты часто могут установить вероятное родство видов вплоть до уровня очень мелких группировок. Однако создавать отдельный род для каждой из таких групп (в крайних случаях — для каждого четко очерченного вида) значило бы совершенно лишить ценности классификацию как систему извлечения информации.

**10.5.3. Критерии разграничения и распределения по рангам.** При тщательном рассмотрении классификаций, созданных лучшими таксономистами, создается впечатление, что они основывают выделение таксонов на относительной оценке пяти соображений:

- 1) обособленность (величина разрыва);
- 2) эволюционная роль (уникальность адаптивной зоны);
- 3) степень различия;
- 4) величина таксона;
- 5) эквивалентность распределения по рангам в родственных таксонах.

Все эти пять факторов следует взвесить до того, как принимать решение (см. также Миченер, 1957). Если таксономист при выполнении процедуры классификации сталкивается с группой видов, которая, как ему кажется, заслуживает выделения в качестве нового высшего таксона, он должен в соответствии со сформулированными пятью пунктами поставить такие вопросы: достаточно ли хорошо новый таксон отличается от таксона, с которым он находится в наиболее близком родстве? Имеет ли новый таксон такую величину, которая удобна для извлечения информации? Только после того, как на эти вопросы будет получен утвердительный ответ, таксон может быть формально выделен.

*Обособленность (величина разрыва).* Чем больше разрыв между двумя группами видов, тем более оправдано выделение обеих групп в качестве самостоятельных таксонов. Величина разрыва измеряется не просто в терминах фенетической дистанции, а, что более важно, в терминах биологической значимости различия (см. следующий раздел).

Оценка разрыва при выделении таксонов на уровне вида глубоко отличается от таковой при выделении таксонов более высокого ранга. Самое существование разрыва чрезвычайно специфического типа («репродуктивной изоляции») — необходимый и достаточный критерий таксономического выделения на видовом уровне. Никакие другие критерии уже не нужны, о чем свидетельствует выделение видов-двойников. Выше видового уровня наличие раз-

рыва представляет собой лишь одно из нескольких условий, поскольку не каждый вид помещается в высший таксон сам по себе.

Разрывы между таксонами есть результат эволюции. Существование этих разрывов не противоречит эволюционной непрерывности ни фактически, ни теоретически. Многочисленные эволюционные процессы приводят к возникновению разрывов, несмотря на полную непрерывность популяций во времени (коль скоро они связаны друг с другом как предки с потомками). Видообразование, вымирание, адаптивная радиация, неравные темпы эволюции и другие эволюционные явления обуславливают существование, а также неравную величину разрывов, разделяющих высшие таксоны. Следует подчеркнуть, что не только разрывы, но и группы видов, разделенные этими разрывами, представляют собой существующие в природе реальности.

Если между двумя таксонами имеется заметный разрыв, термины «степень различия» и «величина разрыва» имеют в основном одно и то же значение. Однако, если группы видов велики и гетерогенны и не разделены четким разрывом, они могут вполне хорошо различаться по значениям средних и все же не быть четко обособленными. Неправомерно выбрать два крайних вида из какого-либо обширного ряда видов и превращать их в типы двух разных родов, если между ними не существует некоторой прерывистости. Прерывистость должна быть достаточно велика и четко определена, чтобы предотвратить излишнее дробление. Миченер (1957, 1963) обсуждает проблему оценки разрыва.

*Эволюционная роль (природа адаптивной зоны).* В зоологической систематике все чаще начинают учитывать при распределении по рангам эволюционный потенциал таксонов. Почти каждый процветающий высший таксон происходит от вида-основателя (или группы видов), который успешно осуществил сдвиг в перспективную новую адаптивную зону (птицы, жуки, киты и т. п.). Следовательно, каждый таксон, которому удалось проникнуть в новую адаптивную нишу или зону, обычно приобретает более высокий ранг, чем таксон, не имеющий подобных экологических возможностей. Одна из целей новой систематики состоит именно в том, чтобы исследовать экологические возможности таксонов и использовать эту информацию при взвешивании данных (5.3.2).

Четко ограниченные высшие таксоны почти неизменно имеют вполне определенный экологический смысл. Кошки, собаки, лошади, дятлы и т. п. занимают четко ограниченные экологические ниши или адаптивные зоны в природе. Рассмотрение их адаптивной и эволюционной роли составляет, таким образом, важный элемент определения ранга данного высшего таксона (7.4.11, а также Гизин, 1964).

Родственные взаимоотношения между гоминидами и человекообразными обезьянами, а также их выражение посредством имею-

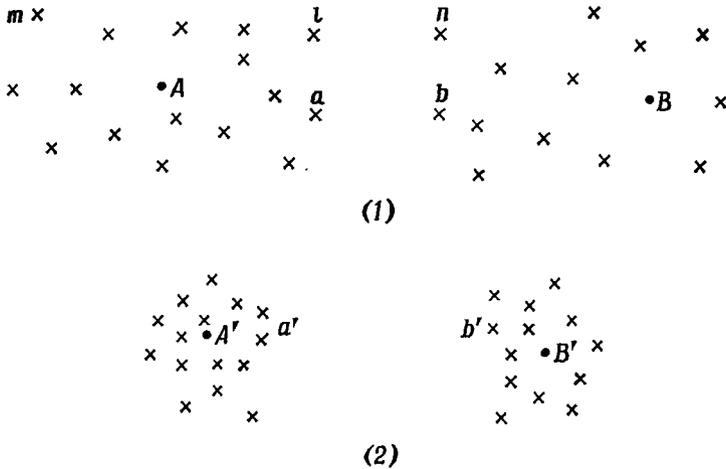
щих определенный ранг таксонов служат еще одной иллюстрацией важности эволюционного рассмотрения. Исследования хромосом, многочисленных биохимических характеристик и паразитов выявили такое большое сходство между человеком и шимпанзе (*Pan*), что некоторые авторы предложили поместить их в одно семейство. Однако человек занял столь уникальную и резко обособленную адаптивную зону, что Гексли даже предлагал выделить для него отдельное царство (*Psychozoa*). Это кажется излишним, но эволюционная обособленность человека безусловно оправдывает выделение его в особое семейство.

Эволюционные соображения имеют также очень важное значение при распределении по рангам таксонов, располагающихся в единой филетической последовательности (без промежуточных ветвлений). Имеющиеся данные подтверждают, что политипический вид *Australopithecus africanus* (sensu lato) является непосредственным предком *Homo*. Однако обезьяно-человек *A. africanus* со средним объемом мозга  $450 \text{ см}^3$  занимает нишу, настолько отличную от ниши *H. sapiens* с объемом мозга  $1500 \text{ см}^3$ , что разделение их на разные роды вполне оправдано.

Именно различия в использовании условий среды, различие в занимаемой адаптивной зоне, обуславливают ширину и четкость разрыва между таксонами.

*Степень различия.* Говоря о степени различия между двумя группами видов, таксономист обычно подразумевает «расстояние» между средними для этих двух групп видов. Эта оценка может быть использована только в совокупности с двумя другими характеристиками — разбросом в пределах данной группы и степенью прерывистости (разрывом) между данной и другими группами. Чем более компактна и однородна группа видов, тем более оправдано ее формальное выделение. Чем больше различие между наиболее далекими видами внутри группы, тем больше оснований для разделения таксона при прочих равных условиях. Это — важное соображение, которое следует учитывать при оценке относительного веса характеристик группы и разрыва (фиг. 53). В двух верхних группах среднее различие ( $A-B$ ) между группами больше, чем в нижних группах ( $A'-B'$ ), но величина разрыва ( $a-b$  по сравнению с  $a'-b'$ ) меньше.

*Оптимальная величина таксона.* Число видов, включаемых в таксон, определяет его величину. Род, содержащий много видов, называется большим, род с малым числом видов — малым. Поскольку классификация выполняет функции системы регистрации, ее подразделения (таксоны) должны обеспечивать максимальную эффективность такой системы, т. е. в идеале они должны быть примерно равной величины, чтобы облегчить извлечение информации. Объем материала, содержащегося под одним названием, не должен быть ни слишком велик, ни слишком мал. Как однажды за-



Фиг. 53. Среднее расстояние между группами и величина разрыва независимы друг от друга.

В верхней части рисунка среднее расстояние между группами  $A$  и  $B$  и разброс в группах велики, но разрыв ( $a-b$ ) узок. В нижней части рисунка ( $A'$ ,  $B'$ ) группы ближе друг к другу и более компактны, но разрыв ( $a'-b'$ ) шире.

метил один таксономист, все, что можно сказать о роде, — это то, что он не должен быть ни слишком большим, ни слишком малым. Существует ряд биологических причин, которые делают невозможным достижение этого идеала.

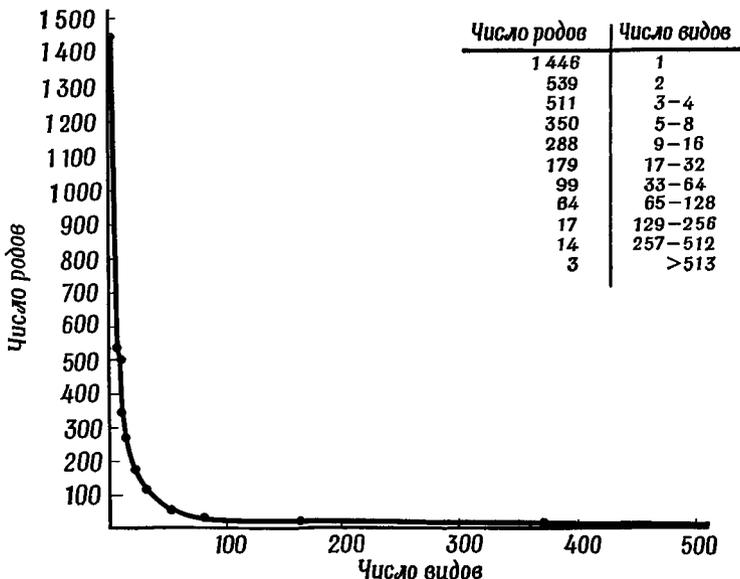
Тот факт, что два процесса филогенеза, ветвление и дивергенция, независимы один от другого, обуславливает наблюдаемое неравенство величины таксонов. Непрерывное видообразование (ветвление) без заметной дивергенции приводит к появлению больших таксонов. Дивергенция без ветвления приводит к возникновению монотипических таксонов, в крайнем случае — к серии соподчиненных монотипических высших таксонов. Когда линия, включавшая предка трубкозуба (*Orycteropus afer*), ответвилась от предковой линии (*Condylarthra?*), она неуклонно дивергировала. Ответвления (образовавшиеся виды), возникавшие в прошлом, затем исчезли в результате вымирания. Этот род стал достаточно отличным, чтобы его можно было возвести в ранг семейства (*Orycteropodidae*), и, наконец, заслужил выделения в самостоятельный отряд (*Tubulidentata*). Высшие таксоны в этой линии (род, семейство и отряд) можно определить на языке логики как «классы», каждый из которых содержит по одному члену и которые, несмотря на их разный ранг, включают в себя один и тот же член, *Orycteropus afer*.

Таксономист сказал бы, что обособленность вида трубкозубов по порядку величины оправдывает выделение отдельного отряда

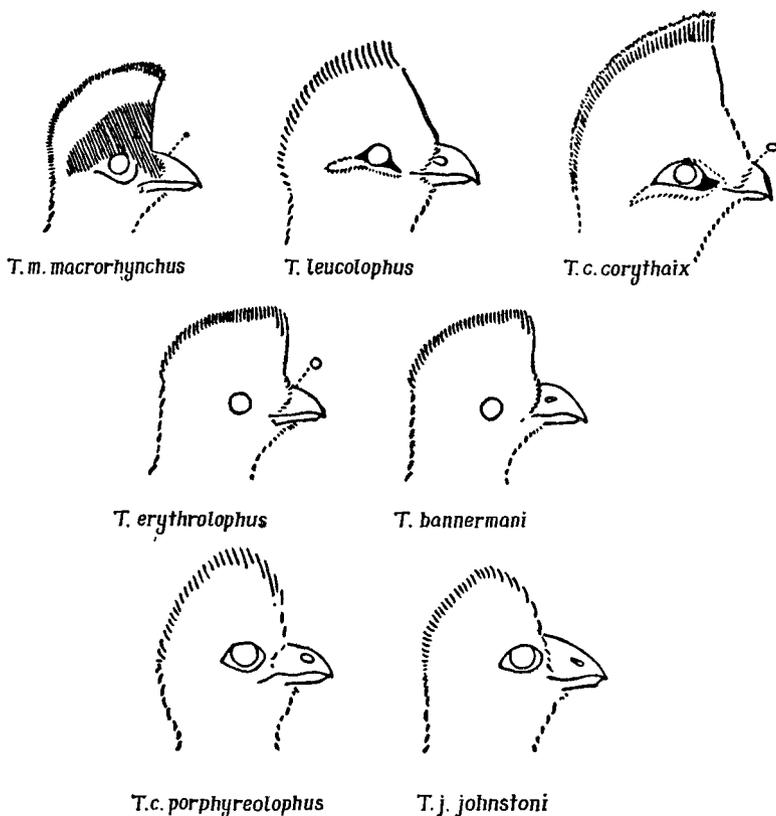
Tubulidentata (и одновременно подчиненных категорий — семейства и рода), тогда как логик сказал бы, что трубкозуб обладает рядом свойств, которые могут быть последовательно квалифицированы как определяющие названия *Orycteropus*, Orycteropodidae и Tubulidentata. (Бак и Халл, 1966).

Независимость ветвления и дивергенции приводит к распределению частот родов и видов, описываемому так называемой «вогнутой кривой» (фиг. 54; см. Майр, 1942). Если представить графически число видов на один род внутри какого-либо семейства или отряда, то обнаруживается, что многие роды содержат лишь 1—2 вида и только несколько родов состоят из большого или очень большого числа видов. Крайне большие роды, так же как и крайне большое число монотипических родов, уменьшают полезность классификации для извлечения информации. Поэтому считается, что величина разрыва, оправдывающего выделение высшего таксона, должна находиться в обратной зависимости от величины таксона (5.4, 5.5). Рекомендация стремиться к созданию таксонов равного размера неизбежно вносит элемент субъективности, связанный с оценкой обоснований, и поэтому вызывает возражения со стороны тех, кто желает автоматизировать процесс классификации.

Большинство высших таксонов содержит от 20 до 30% монотипических родов. Окапи, страус и многие другие хорошо извест-



Фиг. 54. Пример вогнутой кривой — число видов в 3510 родах долгоносиков (*Curculionidae*) (по Киссингеру, 1963).



Фиг. 55. Типы клюва у бананоедов *Tauraco* (Musophagidae) (Моро, 1959).

Ноздри могут быть закрытыми или открытыми, круглыми, овальными или щелевидными.

ные животные монотипичны и во многих случаях — единственные представители целого семейства или отряда. Тем не менее таксономист должен прилагать все усилия, чтобы число монотипических таксонов было минимальным. Незначительно уклоняющиеся виды во всех случаях, когда это возможно, следует включать в один род с ближайшими к ним видами. Этот совет можно распространить и на высшие таксоны. Общему сходству следует придавать значительно больший вес, чем резким различиям по отдельному признаку. Крайне неуравновешенная классификация африканских бананоедов Musophagidae возникла в результате выделения трех монотипических родов, основанного почти исключительно на небольших различиях в форме ноздрей (фиг. 55). Майр (1942) показал, сколь неудобны для извлечения информации классификации, содержащие слишком много монотипических таксонов.

В равной мере справедливо и обратное. Существует несколько четко отграниченных естественных родов, содержащих свыше 1000 или даже 2000 видов. Среди хорошо известных больших таксонов — североамериканский род пресноводных рыб *Notropis*, содержащий около 120 хороших видов, некоторые роды долгоносиков (Curculionidae), содержащие по более чем 1000 видов каждый (и к тому же семейство долгоносиков в целом, в состав которого входит, вероятно, более 100 000 видов), и род *Drosophila*, содержащий свыше 1000 видов (фиг. 1).

Учитывать величину таксона важно в тех случаях, когда возникает вопрос, дробить его или не дробить. Дробление рода, содержащего более 1000 видов, гораздо легче оправдать, чем дробление малого рода. Чем больше группа видов, тем меньше допустимый разрыв между нею и другими группами. Например, в таксоне с 1000 видов узкий разрыв, отделяющий 400 видов от остальных 600, может служить лучшим оправданием для дробления, чем значительно больший разрыв в такой группе видов, где он отделяет один вид от трех других.

Вместо того, чтобы дробить такой хорошо известный комплекс, как род *Drosophila*, более рационально ввести подразделения. Внутри рода можно выделить подрод, но еще более полезным приемом, облегчающим запоминание, является широкое использование неформальной категории *группа видов*. Специалисты по роду *Drosophila* приняли несколько подродов, но в целом они хорошо обходятся выражениями „группа *repleta*“, „группа *willistoni*“, „группа *melanogaster*“ и т. д. Ничего нельзя выиграть, отделяя несколько уклоняющихся видов от такой большой группы и превращая их в типы монотипических таксонов. Между тем во многих областях зоологической систематики группа видов — наименее употребительная категория.

*Дробители и объединители.* Не известно ни одного метода, с помощью которого можно было бы недвусмысленно определить надлежащий размер таксонов, если не считать чрезвычайно изолированных групп видов. В этом причина вечного спора между *дробителями* и *объединителями* — двумя типами таксономистов, имеющимися среди специалистов почти по каждой группе организмов. Идеал дробителя — выразить каждый нюанс различия и степени родства посредством формального выделения отдельных таксонов и сложного распределения их по рангам категорий. Идеал объединителя — выразить в классификации тот факт, что высшие таксоны и категории отражают родство и что слишком тонкое деление таксонов создает чрезмерную нагрузку для памяти. Автор настоящей книги является приверженцем выделения крупных таксонов и, таким образом, находится на стороне объединителей.

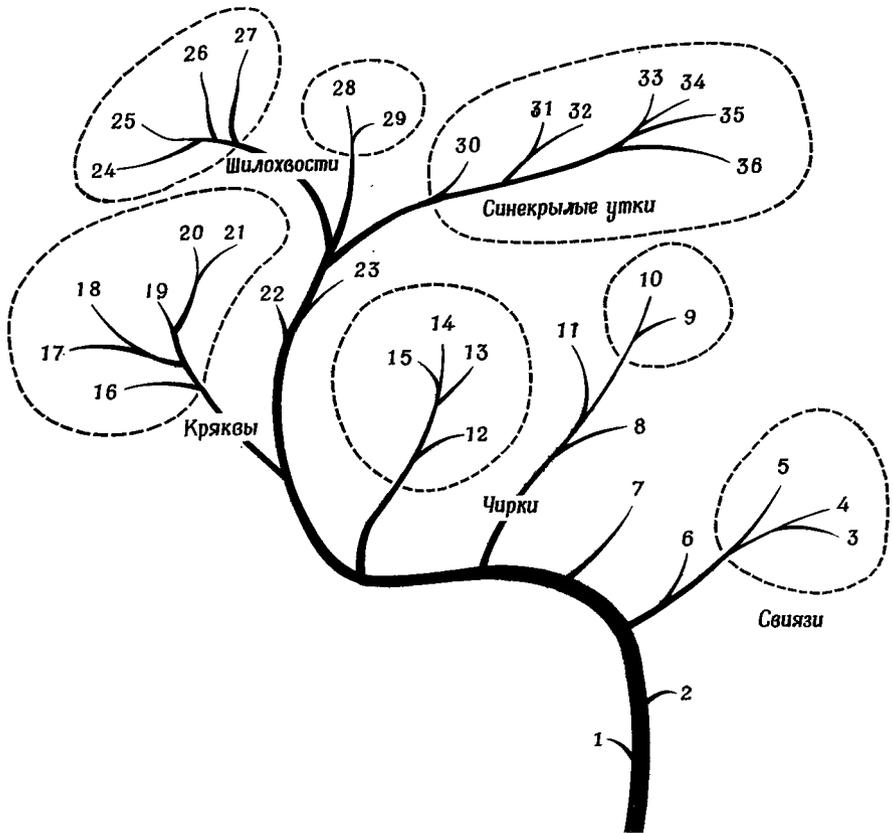
Среди доводов, приводимых в пользу дробления, можно назвать следующие. Дробитель стремится в идеале выделять только гомо-

генные группы. Однако, поскольку эволюция — процесс неупорядоченный, найти политипический таксон, в котором одни виды не отличались бы друг от друга больше, чем другие, практически невозможно. Выделение этих видов в отдельные таксоны приводит ко все большему дроблению системы до тех пор, пока, наконец, большинство таксонов не станет монотипическим. Дробители почти все без исключения классифицируют признаки, а не группы организмов. Как только дробитель находит вид с уклоняющимся признаком, он создает для такого вида отдельный род. Он совершенно пренебрегает принципом, известным со времен Линнея: именно таксон дает признак, а не наоборот (5.4.2). Хорошо известным примером служит дробление семейства *Opilionidae*, произведенное Ревером. Этот автор поместил 1700 видов в 500 родов, из которых более половины (300) содержали лишь по 1—2 вида. Впоследствии было установлено, что большинство этих «родов» биологически бессмысленно, так как некоторые из них основаны даже на разных особях одной и той же популяции. В семействе *Hominidae*, предлагалось не менее 30 родовых названий для самого большого трех таксонов: *Homo*, *Australopithecus* и *Paranthropus*.

Особенно вредно дробление на уровне рода. Родовое название является частью научного названия организма, и поэтому его выгоднее использовать для выявления близости, чем название любой другой высшей категории. Мак-Кеван (1961) и Сайлер (1961) особенно хорошо описали недостатки чрезмерного дробления. Специалист должен считаться с теми, кто работает в области общей зоологии; он всегда должен помнить, что пишет не только для трех или четырех коллег-специалистов.

Различие в позиции объединителей и дробителей можно проиллюстрировать на конкретном примере. На фиг. 56 представлена дендрограмма (10.7) 36 ныне живущих видов уток рода *Anas* (*sensu lato*). Среди орнитологов имеется сравнительно мало разногласий относительно группирования этих видов. Признано, что имеется несколько групп более тесно связанных видов, каждая из которых образует естественную группу, как, например, виды 16—21 (группа крякв) и виды 30—36 (группа синекрылых чирков — широконосок). Считают также, что некоторые виды, такие, как 1, 2, 7, 22 и 23, довольно изолированы и что некоторые виды и группы видов в какой-то мере занимают промежуточное положение между другими. Кроме того, орнитологи согласны в том, что вся группа довольно хорошо изолирована от других родов трибы *Anatini*. Статус этой группы из 36 видов как единого рода подтверждается и биохимическим, и анатомическим сходством, значительной плодовитостью межвидовых гибридов и общностью многих черт поведения (Джонсгард, 1965).

«Дробители» интерпретируют эти данные как указание на то, что эту группу видов следует разделить по меньшей мере на 12 ро-



Фиг. 56. Дендрограмма рода *Anas* трибы Anatini (речные утки).

1 — *waigiensis*; 2 — *sparsa*; 3 — *penelope*; 4 — *americana*; 5 — *sibilatrix*; 6 — *falcata*; 7 — *strepera*; 8 — *formosa*; 9 — *crecca*; 10 — *flavirostris*; 11 — *capensis*; 12 — *aucklandica*; 13 — *gibberifrons*; 14 — *castanea*; 15 — *bernieri*; 16 — *melleri*; 17 — *rubripes*; 18 — *platyrhynchos*; 19 — *undulata*; 20 — *poecilorhynchos*; 21 — *luzonica*; 22 — *specularis*; 23 — *specularoides*; 24 — *acuta*; 25 — *georgica*; 26 — *bahamensis*; 27 — *erythrorhynchos*; 28 — *versicolor*; 29 — *punctata*; 30 — *querquedula*; 31 — *discors*; 32 — *cyanoptera*; 33 — *platalea*; 34 — *smithi*; 35 — *rhynchotis*; 36 — *clypeata*.

дов, многие из которых монотипичны. Они настаивают на том, что это единственный способ показать существование различных групп видов. Объединители, напротив, считают, что наилучшего выражения родства внутри семейства уток и объективного представления относительной обособленности других родов уток можно достигнуть, включив все 36 видов в один род.

Объединение, однако, также может заходить слишком далеко. Когда в какой-либо группе, которая прежде была чересчур раздробленной, входит в моду объединение, несколько авторов всегда

заходят слишком далеко в своем усердии и объединяют элементы, столь гетерогенные, что созданные ими роды становятся почти такими же бесполезными, как монотипические роды дробителей. При излишнем объединении возникает тенденция к созданию значительной субъективной (вторичной) гомонимии, с которой трудно оперировать в отношении номенклатуры. Наконец, оно приводит к очень длинным и довольно разнородным спискам синонимов. Эти недостатки объединения не играли бы большой роли, если бы не созданные ранее дробителями бесполезные названия.

Каждая ветвь биологической систематики, видимо, проходит известный цикл. По мере того как открывают все больше и больше видов, таксоны дробят все больше и больше и начинается процесс упорного повышения ранга всех категорий. В конце концов дробление достигает точки насыщения и наступает период энергичного объединения. Рассмотрим пример с птицами. Линней распределил известные ему 554 вида птиц по 63 родам (8,8 вида на род). Некоторые орнитологи двадцатых годов нашего века допускали существование не менее чем 7000—8000 родов для 8600 видов известных в настоящее время птиц. В тридцатых годах число родов было уменьшено примерно до 2300, а сейчас выделяют около 1700 родов (5 видов на род).

*Эквивалентность распределения по рангам в родственных таксонах.* При распределении по рангам очень важно соблюдать равновесие (balance). Ранги категорий в родственных таксонах должны быть эквивалентны. Например, род должен обозначать одинаковые категории в отряде Carnivora и в отряде Rodentia и даже, насколько это возможно, в классе птиц и в классе рептилий. Семейство (по возможности) должно иметь одинаковое значение у мух, жуков и т. д. В целях достижения такого равновесия Кроусон (1958) предложил принять какие-то нормы для каждой таксономической группы. Можно, например, принять Rodentia за эталон отряда в классе млекопитающих. Никакая группа видов млекопитающих не должна выделяться в качестве отряда, если она не имеет совокупности свойств, которые делают ее эквивалентной грызунам.

Еще не пришло время осуществить это предложение, но оно представляется гораздо более близким к реальному решению проблемы распределения по рангам, чем произвольная численная оценка фенетического сходства.

В прошлом дробители слишком часто концентрировали свое внимание на каком-либо таксоне, повышали его в ранге и затем мелко дробили. В результате получался таксон, совершенно не соответствующий всем эквивалентным родственным таксонам (которые не были подвергнуты такой обработке). Аркелл и Мой-Томас (1940) приводят некоторые типичные примеры такой неблагоприятной деятельности:

Примерами вопиющего пренебрежения этим правилом [однородность критериев] служат бесчисленные роды, созданные Бакменом путем дробления современных видов единого хорошего рода лейасовых аммонитов *Dactylioceras*, а также распыление рода меловых пластинчатожаберных *Inoceramus*, произведенное Гейнцем. Из первоначально единого рода *Inoceramus* Гейнц создал целую систематическую иерархию, состоящую из 2 семейств, 24 подсемейств, 63 родов и 27 подродов, и при этом он еще не принимал во внимание юрские формы. [Даже если бы это детальное разделение было таксономически оправдано], его следовало бы выполнять в нисходящем порядке, начиная с рода *Inoceramus* и переходя через подроды к группам и секциям. Все преимущества детального подразделения могут быть, таким образом, достигнуты без нарушения всей классификации моллюсков.

Чтобы определить число уровней категорий, необходимых для выражения степеней родства, следует провести тщательный анализ морфологического сходства, а также данных о поведении и экологии. Далеко не всегда удается выбрать оптимальное для данной ситуации число таких уровней. Например, между отрядом и семейством имеются только две формальные категории — подотряд и надсемейство. Однако полученные недавно биологические данные показывают, что существует три уровня различия между отрядом Orthoptera и входящими в него семействами: Saltatoria и Cursoria внутри Orthoptera, Ensifera и Caelifera внутри Saltatoria и Tettigoniioidea и Grylloidea внутри Ensifera. Tettigoniioidea в свою очередь разделяются на несколько семейств, в том числе Tettigoniidae и Gryllacrididae. В подобных случаях следует использовать категорию «инфраотряд».

Нередко одни и те же уровни (генетического) родства коррелируют в разных высших таксонах с морфологическими изменениями разной степени. Так, в семействе бабочек Nymphalidae различия между подсемействами меньше и морфологические различия между ними выражены слабее, чем между подсемействами другого семейства, Papilionidae. Чтобы достигнуть одинаковых стандартов морфологического различия, дробитель постарался бы возвести подсемейства семейства Papilionidae в ранг семейств, что привело бы к повышению ранга категорий во всей системе Lepidoptera. Если бы семейства и роды у цестод были основаны на различиях того же порядка, что и семейства и роды у нематод, то это привело бы к значительному дроблению в системе цестод.

Короче говоря, выделение таксонов и их распределение по рангам следует производить таким образом, чтобы не нарушать эквивалентности категорий в родственных таксонах.

**10.5.4. Частные проблемы.** Ряд частных проблем требует особого обсуждения.

*Промежуточные виды.* Если вид занимает промежуточное положение между двумя родами (или другими высшими таксонами), его следует отнести к тому роду, в который входят его ближайшие родичи. На практике это редко вызывает затруднение. Случается,

однако, что вид  $l$  рода  $A$  может сильнее отличаться от наиболее отдаленного вида  $m$  своего собственного рода (фиг. 53,  $I$ ), чем от ближайшего вида  $n$  в роде  $B$ , хотя он и отделен от последнего явным разрывом. Тем не менее, поскольку наиболее отдаленные виды рода  $A$  связаны целым рядом промежуточных видов, тогда как роды  $A$  и  $B$  разделены четко выраженным разрывом, противоречия не возникает.

Очень большие группы видов можно выделить в качестве самостоятельных таксонов даже при наличии нескольких промежуточных видов. Например, своеобразные семейства Chrysomelidae (листогрызы) и Cerambycidae (усачи) связаны несколькими промежуточными родами. Однако эти две группы столь велики, а связующий элемент столь мал по сравнению с расходящимися элементами, что объединить эти два семейства в одно значило бы полностью пренебречь целями здоровой классификации (Миченер, 1957). В подобных случаях можно относить промежуточные виды несколько произвольно к тому или другому из родственных высших таксонов.

*Параллельная эволюция.* Особую трудность представляет параллельная эволюция. «Параллелизм — это независимое развитие сходных признаков в двух или более линиях, происходящих от общих предков, основанное на характеристиках этих предков или направляемое этими характеристиками» (Симпсон, 1961). Легкость, с которой таксоны в разных (но близкородственных) филетических линиях отвечают на одинаковое давление отбора сходными фенотипическими изменениями, позволяет делать важные заключения о степени сходства их генотипов.

Параллельная эволюция чрезвычайно широко распространена, так как в ходе видообразования и филетического ветвления большая часть генотипа остается незатронутой. Когда оранги (*Pongo*) и гиббоны (*Hylobates*) приобрели некоторое сходство в строении в связи с брахиацией, необходимой при древесном образе жизни, это была в основном активация дремлющих тенденций, уже заложенных в унаследованном от общего предка генотипе. У термитов солдаты с рострумом дважды независимо возникли в ходе эволюции в подсемействе термитов Nasutitermitinae; сильно асимметричные мандибулы солдат возникли в трех родах подсемейства Termitinae; фрагментические головы (защитная адаптация для закупоривания отверстий в гнезде) возникли в трех разных родах семейства Kalotermitidae. Дополнительное приращение нижней челюсти возникало по крайней мере 14 раз в классе Aves (Бок, 1963).

Врожденный потенциал часто реализуется довольно случайным образом. Хенниг (1950, стр. 176) приводит в качестве примера стебельчатые глаза; они встречаются у многих двукрылых без закрыловой пластинки в неродственных друг другу видах и родах, но лишь в пределах большого отряда Diptera. Сама возможность при-

обретения того или иного признака свидетельствует о родстве, но это не оправдывает объединения в один таксон тех видов, у которых эта возможность проявляется в видимом фенотипе.

С явлением параллельных эволюционных изменений в родственных группах особенно часто встречаются палеонтологи. Известными примерами этого служат: возникновение млекопитающих от различных линий звероподобных рептилий; неоднократное возникновение костистых рыб от костных ганоидов; независимая эволюция сходных функциональных типов в разных линиях грызунов и многочисленные случаи, описанные палеонтологами беспозвоночных (см., например, Аркелл и Мой-Томас, 1940).

При этом иногда параллелизм морфологических изменений в родственных линиях может достигать такой степени, что эти линии проходят через одни и те же эволюционные стадии, или грады, как их назвал Гексли (1958). Если сходство между градами разных линий, окажется значительно больше, чем между градами одной филетической линии, то перед таксономистом встает дилемма: должен ли он принять «горизонтальную» классификацию, объединяя сходные грады в один таксон? Ответить на этот вопрос не просто. Новое определение монофилии (4.3.5) и понимание того, что мы стремимся строить классификацию на основании логически выведенного генетического сходства, заставляют нас все больше склоняться к допущению в таких случаях некоторых элементов горизонтальной классификации (совершенно независимо от дополнительных практических ее преимуществ). Иллюстрацией служит разграничение млекопитающих и звероподобных рептилий. Опытный таксономист должен сам решить, каким должно быть соотношение между горизонтальной и вертикальной классификацией (см. Мак-Интайр, 1966). В связи с важной функцией классификации как системы извлечения информации мы рекомендуем, чтобы генетическому родству, выявляемому благодаря параллельной эволюции, придавалось надлежащее значение при разграничении высших таксонов. Горизонтальные классификации допустимы лишь при условии учета всех возможных данных, а не только одного комплекса признаков. Особое внимание следует обратить на то, чтобы совершенно исключить любое сходство, обусловленное конвергенцией.

*Эволюционная непрерывность.* Если бы палеонтологическая летопись была полной, отделить таксоны друг от друга было бы почти невозможно (2.5.1). К счастью для таксономиста (и в той же мере — к несчастью для эволюциониста), в палеонтологической летописи так много пробелов, что в большинстве случаев имеется полная возможность четко разграничить таксоны. Однако по мере того, как эта летопись начинает приобретать полноту, возникают некоторые реальные затруднения. Одним примером служит разграничение ископаемых *Creodontia* и происшедших от них наземных

хищников (Мак-Интайр, 1966); другим — отделение млекопитающих от звероподобных рептилий. Род *Eohippus* можно почти с одинаковым основанием рассматривать и как предка тапиров и носорогов и как предка представителей семейства Equidae. Опять-таки окончательное решение таксономиста должно быть основано на тщательной оценке кладистских и фенетических соображений, а также на том, какая классификация дает наибольшую информацию.

**Резюме.** Обсуждение многих критериев, оказывающих влияние на разграничение таксонов и распределение их по рангам, должно было выявить причины столь существенных расхождений во взглядах между специалистами. Эти расхождения обусловлены традицией, степенью совершенства существующей классификации данной группы, числом видов в группе, тем, в какой мере фенотип отражает (или преувеличивает) изменения генотипа, и среди прочих факторов — числом специалистов по данной группе и шириной их кругозора. Вероятно, среди специалистов всегда одни будут более склонны к дроблению, а другие — к объединению. Одни хотят выразить в своей классификации степень различия, другие хотят подчеркнуть родство. Кроме того, одни стараются подчеркнуть давность общего происхождения (кладистские аспекты), а другие просто полагаются на степень «сходства». Тем не менее в последние десятилетия намечается явная тенденция к созданию более однородных критериев. Такие критерии уже выработаны в отдельных таксонах (птицы, жуки, равноногие ракообразные), и неравнозначность критериев уже перестала быть в целом серьезным препятствием при обмене информацией.

### **10. 6. Усовершенствование существующих классификаций**

В результате обсуждения таксономической процедуры может создаться впечатление, что акт классификации всегда представляет собой операцию *de novo*, как будто таксономисту всегда приходится классифицировать груды нерассортированных видов. В действительности наша зоологическая система в большей своей части хорошо обдумана, разумна и стабильна. Исследователю млекопитающих не приходится открывать различия между сумчатыми и плацентарными или между приматами и грызунами. Энтомолог не беспокоится о том, как выделить *Odonata*, *Lepidoptera* или *Coleoptera*; это не составляло трудности уже задолго до Линнея. Каковы в таком случае реальные проблемы классификации в современной таксономии? Ответ зависит от того, какая конкретная группа исследуется.

Большинство актов классификации современных организмов влечет за собой незначительные перестройки существующих

классификаций. Например,  $A(a+b+c)$  и  $B(d+e)$  при пересмотре классификации превращаются в  $A'(a+b)$  и  $B'(c+d+e)$  или в  $A''(a+e)$  и  $B''(b+c+d)$ . Недавно предложенная классификация иглокожих (табл. 12) может быть приведена в качестве примера, когда был изменен основной критерий классификации. Такие перестройки таксонов происходят на всех уровнях иерархии категорий. Дробление всех существующих таксонов на гораздо более мелкие фрагменты и их пересортировка в совершенно новый набор высших таксонов случается редко и только в плохо изученных группах. Примерами такой коренной перестройки классификации

Таблица 12

РЕЗУЛЬТАТ ПРИМЕНЕНИЯ АЛЬТЕРНАТИВНЫХ КРИТЕРИЕВ  
ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ ECHINODERMATA  
(Фелл, 1965)

Общепринятая классификация, основанная на форме роста	Классификация, основанная на дополнительных признаках, не связанных с характером роста
Подтип <i>Pelmatozoa</i> Класс <i>Carpoidea</i>  Класс <i>Cystoidea</i> Класс <i>Eocrinoidea</i> Класс <i>Paracrinoidea</i> Класс <i>Blastoidea</i> Класс <i>Edrioblastoidea</i> Класс <i>Crinoidea</i>	Подтип <i>Homalozoa</i> Класс <i>Carpoidea</i> Подтип <i>Crinozoa</i> Класс <i>Cystoidea</i> Класс <i>Eocrinoidea</i> Класс <i>Paracrinoidea</i> Класс <i>Blastoidea</i> Класс <i>Edrioblastoidea</i> Класс <i>Crinoidea</i> Подтип <i>Echinozoa</i> Класс <i>Helicoplacoidea</i> <sup>1)</sup> Класс <i>Edrioasteroidea</i>
Класс <i>Edrioasteroidea</i> Подтип <i>Eleutherozoa</i> Класс <i>Ophiocistoidea</i> Класс <i>Echinoidea</i> Класс <i>Holothuroidea</i>  Класс <i>Asteroidea</i> Класс <i>Ophiuroidea</i>	Класс <i>Ophiocistoidea</i> Класс <i>Echinoidea</i> Класс <i>Holothuroidea</i> Подтип <i>Asterozoa</i> : Класс <i>Stelleroidea</i> (включая подклассы <i>Somasteroidea</i> , <i>Asteroidea</i> и <i>Ophiuroidea</i> )

<sup>1)</sup> *Helicoplacoidea* не были известны до 1963 г.

служат перестройка классификации ресничных червей (*Turbellaria*), а также некоторые предложения по перестройке классификации губок (*Porifera*), рассматриваемые Леви (1957) и Хартманом (1958) (см. также табл. 13).

Таблица 13

НЕАДЕКВАТНОСТЬ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ  
ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ ДВУХ РОДОВ  
ИЗВЕСТКОВЫХ ГУБОК  
(Васеле, 1961 г.)

Таксон	Ядро хоаноцита	Личинка	Трехлучевые спикулы
Подкласс <i>Calcaronea</i>	Апикальное	Амфибластула	Стреловидные
Род <i>Murrayona</i>	Базальное	?	Стреловидные
Род <i>Minchinella</i>	? Заполняющая клетку	Паренхимула	Стреловидные
Подкласс <i>Calcinea</i>	Базальное	Паренхимула	Равноугольные

Как показывает таблица, роды *Murrayona* и *Minchinella* (Pharetronida), видимо, имеют смешанные признаки двух подклассов класса Calcarea (*Calcaronea* и *Calcinea*).

В прежних системах ресничных червей классифицировали исключительно на основании наличия кишечника и его конфигурации. Однако наличие кишечника определяется в основном лишь одним фактором — размером тела. У очень мелких видов кишечник часто отсутствует, а у более крупных он имеет сложное строение (так что соотношение поверхности кишечника и объема тела довольно постоянно). Турбеллярии с кишечником в форме трубки, называемые в старой литературе *Rhabdocoela*, представляли собой довольно гетерогенную группу. Замена этой классификации по одному признаку другой, основанной на содержании желтка в яйцах и связанном с этим характере дробления, оказалась не вполне удачной. Такая специализация характеризует определенную граду, и весьма возможно, что она приобреталась неоднократно. В какой подкласс относить отряды турбеллярий — всецело зависит от того, какой признак будет выбран в качестве основного. В отношении реконструкции предковых признаков и общего предка в целом все еще существуют разногласия (Экс, 1961).

**10.6.1. Деятельность классификатора.** Проблемы классификации, вероятно, можно представить в виде следующего перечня (не претендующего на исчерпывающую полноту):

1. Отнесение вновь открытого вида к соответствующему роду путем постановки таких вопросов:
  - а. Возможно ли включить его в один из существующих родов?
  - б. Не следует ли создать для него новый род, а, возможно, для этого нового рода — новый таксон еще более высокого ранга?
2. Перемещение неправильно отнесенного таксона в надлежащее положение. Это может быть перемещение вида в иной род, перемещение рода в другое подсемейство или семейство и т. д.
3. Дробление таксона (рода, семейства и т. д.) на несколько таксонов того же ранга либо путем разделения гетерогенной совокупности видов на несколько меньших, более гомогенных, совокупностей, либо путем удаления чуждого элемента из в остальном гомогенного таксона.

При дроблении слишком большого таксона следует соблюдать определенные правила распределения по рангам и именования получающихся в результате новых таксонов.

- а. Ранг первоначального таксона должен быть сохранен при наличии малейшей к тому возможности. Более тонкие различия можно отразить путем создания подчиненных таксонов. Например, обычно нежелательно возводить гетерогенное семейство в ранг надсемейства и затем выделять в качестве семейств все ранее выделявшиеся подсемейства, а лучше ввести более дробное подразделение на трибы и группы родов.
- б. Никакой таксон не должен выпадать из системы сестринских групп. Классификация ископаемого человека, предлагавшаяся некоторыми антропологами, служит предостерегающим примером неуравновешенной классификации (10.5.3).
- в. Желательно минимальное число названий. Применяя неформальные группировки, такие, как «группа видов» (вместо нового рода или нового подрода) и «группа родов» (вместо нового семейства, нового подсемейства или новой трибы), можно передать ту же информацию, не отягощая память и не нарушая равновесия иерархии категорий (10.5.3).
- г. Подразделять слишком большой таксон только в том случае, если он может быть «расщеплен», т. е. если его можно разделить на таксоны примерно равной величины. Дробление рода с 500 видами на ряд монотипических родов лишь затруднило бы извлечение информации. Эта рекомендация не относится к удалению явно чуждых элементов из общепризнанных таксонов.
4. Повышение в ранге существующего таксона, т. е. превращение рода в подсемейство, подсемейства в семейство и т. д.
5. Слияние нескольких таксонов одного ранга и сведение позднее опубликованных названий в младшие синонимы.
6. Понижение таксона в ранге, например рода до подрода, семейства до подсемейства и т. д.

Вряд ли можно сомневаться, что некоторые группы животных излишне раздроблены и что естественным таксонам в этих группах придан более высокий ранг, чем это необходимо. Это относится, в частности, к птицам и к рыбам. Даже специалисты признают, что трудно оправдать выделение 412 семейств рыб и 171 семейства птиц. Но какие из этих семейств следует низвести до ранга подсемейств? На этот вопрос ответить нелегко.

Например, среди певчих птиц тропиков Старого Света существует четко очерченная группа дронго. Несмотря на их широкое распространение и многочисленность, они объединяются всего лишь в 2 рода и примерно 20 видов. До сих пор не было найдено ни одного хорошего морфологического признака, который можно было бы признать диагностическим для этой группы, а между тем по общему виду и поведению эти птицы вполне явственно отличаются от всех других певчих птиц. Орнитологи очень хотели бы считать дронго подсемейством или, быть

может, трибой какого-либо другого семейства певчих птиц, но пока что не удалось выявить признак, который помог бы найти это семейство. В качестве такого семейства предлагались: *Camperphagidae* (личинкоеды), сорокопутовые (*Laniidae*), *Muscicapidae* (мухоловковые), *Paradisaeidae* (райские птицы) и *Sturnidae* (скворцовые). Доведенные до отчаяния, орнитологи в конце концов возвели дронго в ранг семейства (*Discridae*), но в то же время они готовы понизить этот ранг, как только появится дополнительная информация. То же самое относится по меньшей мере к 20 другим семействам птиц.

7. Создание нового высшего таксона не путем повышения ранга какого-либо таксона (например, возведения семейства в ранг надсемейства), а в результате совершенно новой группировки таксонов, находящихся на непосредственно предшествующем низшем уровне. Иллюстрациями к такой процедуре служат предложения создать новое надсемейство для ряда существующих семейств или новый отряд для ряда семейств.
8. Поиски ближайших родичей изолированного таксона и, если эти поиски окажутся успешными, рассмотрение вопроса о целесообразности создания нового таксона высшего ранга для вновь установленной группы родственных форм. Например, исследование поведения и анатомические исследования показывают, что *Tubinages* (буревестники и т. д.) являются ближайшими родичами пингинов (*Impenes*). Следует ли создать надотряд для этих двух отрядов?

**10.6.2. Стабильность.** При внесении таких мелких усовершенствований следует приложить все усилия к тому, чтобы как можно меньше нарушить стабильность общепринятой классификации и сохранить, а если возможно, то и улучшить ее качества как системы извлечения информации. Полезность классификации как системы передачи информации находится в прямой зависимости от ее стабильности, которая является одной из необходимых предпосылок существования любой такой системы. Названия высших таксонов служат удобными этикетками для целей извлечения информации. Для того чтобы такие термины, как *Coleoptera* или *Papilionidae*, могли приносить максимальную пользу, смысл их должен быть одинаковым для всех зоологов. Это тем более справедливо в отношении рода, название которого входит в научное название (13.1).

Когда обнаруживается, что какой-то хорошо установленный таксон несколько гетерогенен, то во многих случаях не рекомендуется дробить его на несколько таксонов одного и того же ранга, если эти компоненты находятся друг с другом в ближайшем родстве.

Например, если в результате цитологического или биохимического исследования обнаруживается, что некий род состоит из двух групп видов, отличающихся друг от друга по числу хромосом или по биохимическим реакциям, то для регистрации и изучения этого явления не обязательно дробить род на два отдельных рода, даже если некоторые признаки коррелированы с этими двумя группами. С подобной ситуацией можно вполне удовлетворительно справиться, не изменяя ни пределы рода, ни его номенклатуру, а просто разбив входящие в него виды на две группы и дав этим группам специальные обозначения *ad hoc*, например группа *A* и группа *B*

[или группа видов *A* и группа видов *B*]; это создает возможность ссылаться на такие группы и изучать их так же, как если бы род был разделен на два, но с тем большим преимуществом, что общая классификация остается нетронутой, стабильной и вполне соответствующей своему назначению (Джилмур, 1961, стр. 37).

Принятая в настоящее время система животных содержит многочисленные таксоны, которые, как подозревают, полифилетичны вследствие конвергенции. Много таких групп имеется среди птиц, особенно среди певчих птиц (синицы, славки, тималии, мухоловки, сорокопуть, вьюрки и т. п.). До тех пор пока ближайшие родичи членов таких неестественных групп остаются неизвестными, гораздо лучше временно сохранять эти группы, чтобы облегчить ссылки на них. Такие временные классификации следует, однако, упорядочить, как только установлены истинные взаимоотношения этих компонентов.

### **10.7. Представление классификации**

Публикуя классификацию, созданную в результате таксономических исследований, следует представить ее либо в виде печатного списка, либо в виде схемы. В обоих случаях возникает ряд затруднений.

**10.7.1. Печатный список.** Сама технология набора заставляет располагать любую печатную классификацию в одномерной линейной последовательности. При этом какой-либо один вид должен идти первым, а какой-либо другой — последним, тогда как все остальные должны перечисляться последовательно между первым и последним. Как можно определить самую простую и наиболее удобную последовательность видов?

Если классификация группы еще совершенно не ясна и каталоги представляют собой просто списки номинальных видов, то нередко для целей извлечения информации наиболее удобно расположение в алфавитном порядке. Однако алфавитное перечисление не имеет эвристической ценности классификации, построенной в соответствии с установленным на основании логических заключений генетическим родством. Поскольку в таких списках ближайших родичей не помещают один возле другого, проведение эволюционных исследований при этом затрудняется. Наконец, при этом нельзя достигнуть стабильности, поскольку всякое изменение названия (синонимия!) или ранга (например, вид превращается в подвид) таксона влечет за собой изменение списка (Майр, 1965с). Во всех хорошо изученных группах виды следует заносить в список в соответствии с их родством между собой. Однако при этом возникают различные затруднения.

Многомерное филогенетическое древо, существующее во времени и в пространстве (широта и долготы), и адаптивную дивер-

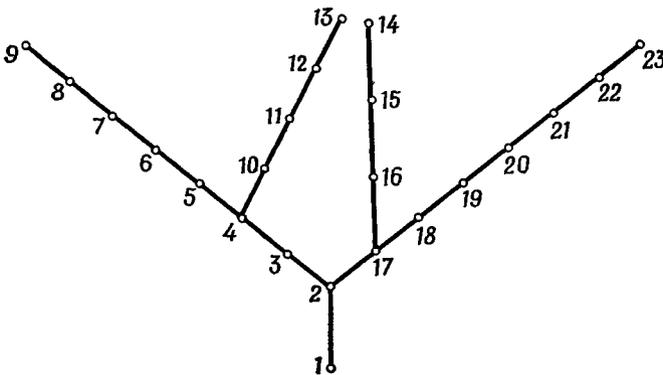
генцию надо изобразить в одном измерении. Для этого таксономисту неизбежно приходится идти на компромисс, чтобы примирить между собой различные соображения. Среди них наиболее важны следующие три:

1. *Непрерывность.* Каждый вид следует располагать в списке как можно ближе к его ближайшим родичам.

2. *Прогрессия.* Каждый ряд видов или таксонов более высокого ранга должен начинаться с того вида, который наиболее близок к предковому состоянию («наиболее примитивен»), а за ним должны следовать производные таксоны в порядке возрастающего отклонения от предкового состояния.

3. *Стабильность.* Не следует производить «экспериментальных» изменений ранее принятых последовательностей, если только эти последние не оказались явно неверными. Классификация — это справочная система, и очень удобно, особенно при сравнении списков фаун, чтобы разные авторы использовали одну и ту же последовательность.

Нередко эти три принципа трудно примирить друг с другом (особенно первый и второй). Иногда удается установить явно выраженную морфологическую последовательность, хотя при этом остается неясным, какой конец этой последовательности более примитивен. В других случаях имеется двойная прогрессия от группы примитивных видов к двум крайне специализированным формам (фиг. 57). В таких случаях вместо разделения близкородственных примитивных видов на две группы, из которых одна ведет к одной крайней форме, а другая — к другой, как этого требовал бы принцип прогрессии, можно обычно достигнуть большей непрерывности, если устанавливать единую последовательность: начав с одной крайней формы, сначала дойти в нисходящем направлении до на-



Фиг. 57. Расположение 23 видов на дендрограмме в линейной последовательности.

Другие варианты: 1—13, 17, 16, 15, 14, 18—23 или 1—4, 10—13, 5—9, 17—14, 18—23.

ибо более примитивных видов, а затем вновь подняться вверх к другой крайней форме. При этом удается избежать более или менее произвольного разделения группы примитивных видов.

Вследствие мозаичной эволюции в большинстве групп наблюдается несколько тенденций специализации одновременно. В таких случаях решение вопроса о том, какую специализацию следует считать наиболее прогрессивной, может быть совершенно произвольным. У птиц, например, мы находим четыре особенно заметные специализации крыла:

1. Увеличенная эффективность полета: а) маховые первого порядка достигают функционального пика (стрижи, колибри); б) маховые второго порядка достигают функционального пика (альбатросы).

2. Утрата способности к полету: а) крыло превращается в весло (пингвины); б) у нелетающих птиц (например, Ratites) крыло утрачивает свои локомоторные функции.

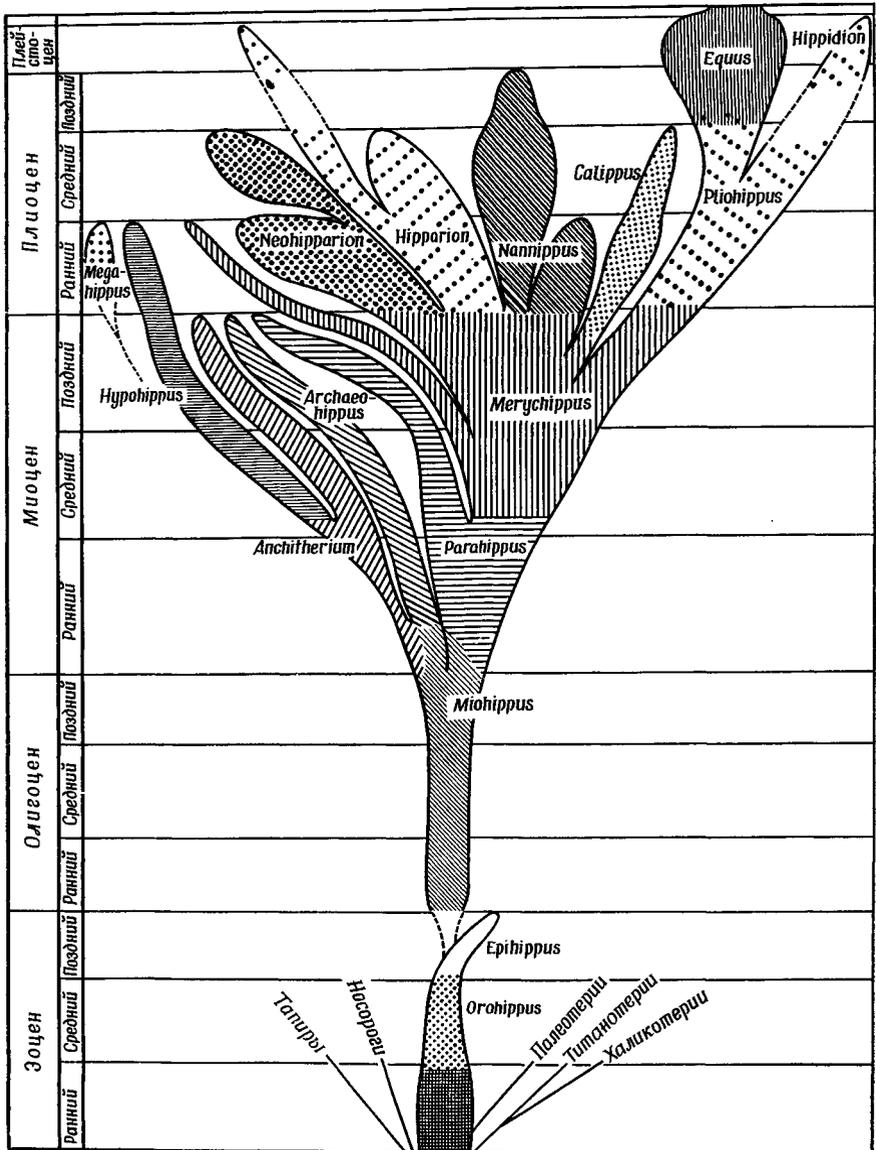
Какой из этих четырех групп таксонов отводить «высокое» или «низкое» положение в системе — определяется чисто условно. Большинство так называемых примитивных животных (например, одноклеточные среди млекопитающих) в некоторых отношениях высокоспециализированы. Рассмотрение всей совокупности признаков обычно позволяет выбрать наиболее логичную или наиболее удобную последовательность, однако в очень однородных группах, таких, как птицы, не удается установить последовательность, которая бы явно превосходила все другие. Таксон, занимающий наивысшее положение в отношении развития крыла, может занимать самое низкое положение в отношении развития центральной нервной системы, и наоборот.

**10.7.2. Графические изображения.** Виды, населяющие Землю в настоящее время, представляют собой существующие в данный момент концевые точки бесчисленных филетических линий. Линейное расположение видов, родов и семейств не может дать, даже в первом приближении, представление о различных линиях происхождения в сложной филогении. Оно не может также показать, в какой степени наблюдаемое группирование видов является результатом дивергентной, конвергентной и параллельной эволюции. Именно этот недостаток печатных списков заставляет таксономиста пытаться выразить свои заключения о родстве в форме различного рода схем.

Вплоть до XVIII в. натуралисты и философы выражали разнообразие природы в форме единой *scala naturae*, восходящей в виде непрерывной и неразветвляющейся линии от неживой материи к человеку. Сохранившееся в наших классификациях выделение «низших» и «высших» — пережиток этого способа мышления. По мере увеличения числа известных типов организмов подобная линейность становилась все более сомнительной. Чтобы обеспечить

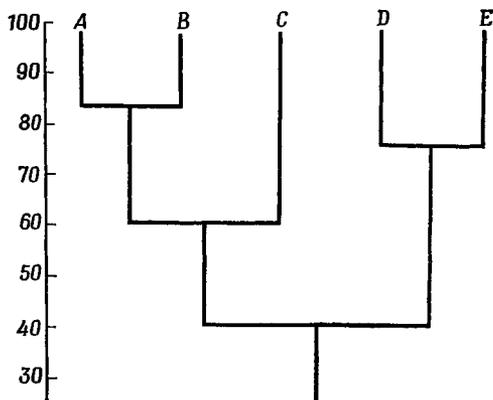


смотря на их явные недостатки, такие схемы полезны для обобщения таксономических знаний и позволяют представить в легкодоступной форме идеи того или иного автора относительно эволю-



Фиг. 59. Филогения Equidae (по Стиртону).





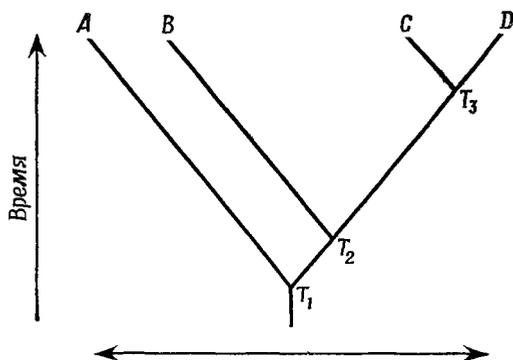
Фиг. 61. Фенограмма.

Числа по ординате выражают степень различия (или сходства) между таксонами, представленными (на условных расстояниях) по абсциссе. Горизонтальные линии, соединяющие таксоны, показывают не филогенетическое ветвление, а лишь уровни фенетического различия.

ства или родства таксонов. Эти методы различаются по характеру и количеству передаваемой информации, а также по тому, отражают ли они установленную филогению или нет. Схемы родства можно разделить на ряд типов, пользуясь различными критериями. Теория классификации, лежащая в основе каждой схемы, вероятно, лучше всего может быть выявлена при следующей системе.

**Фенограмма.** Фенограмма — это любая схема, выражающая «близость», выявляемую степенью сходства, но не имеющая целью передать какую-либо другую информацию. Серологи давно используют фенограммы, чтобы выразить родственные взаимоотношения, обнаруживаемые перекрестными реакциями. Генетики растений показывают с их помощью степень плодовитости при скрещивании между видами, таксономисты используют их, чтобы выразить морфологическое сходство (Линдрот, 1961). Этот метод имеет два достоинства: он выявляет степень сходства между каждым видом и всеми другими рассматриваемыми видами, совершенно не касаясь вероятных линий происхождения (фиг. 60).

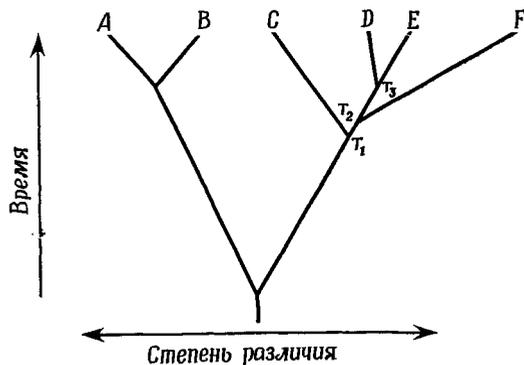
Противоположность этим топологически ни к чему не обязывающим фенограммам составляет фенограмма, принятая фенетиками. Она имеет форму филетической дендрограммы с регулярным ветвлением линий, совсем как у филогенетического древа (фиг. 61). Как показали Бойс (1964) и Минкоф (1965), положение точек ветвления чрезвычайно сильно зависит от метода вычисления, так что при разных методах вычисления можно получить разные фенограммы. Быстро дивергирующие линии приходится помещать ниже точек ответвления медленно эволюлирующих линий, даже если филетическое ветвление произошло позже. По всем этим причинам изображать фенограммы в виде дендрограмм представляется неэффективным и вводящим в заблуждение (Майр, 1965b).



Фиг. 62. Кладодиграмма.

Точки ветвления  $T_1$ ,  $T_2$  и  $T_3$  определяют классификацию таксонов A, B, C и D.

**Кладодиграмма.** В кладодиграмме (фиг. 62) по ординате откладывается время (оцениваемое приблизительно), а по абсциссе — степень различия. Степень родства определяется положением точек ветвления. Например, говорят, что B более близкородствен C и D, чем A, поскольку B, C и D имеют общую точку ветвления  $T_2$ , тогда как A ответвился раньше (в точке  $T_1$ ). Различная степень эволюционных изменений между  $T_1$  и  $T_2$  и между  $T_2$  и  $T_3$  при этом игнорируется (см. кладизм, 4.3.5). Поскольку палеонтологические данные редко бывают достаточно полны, чтобы выявить действительное положение точек ветвления в пространстве и во времени, их положение определяют на основании тщательной оценки сходства и различий между таксонами (Хенниг, 1960).



Фиг. 63. Филетическая дендрограмма (филограмма) таксономиста-эволюциониста.

Чем медленнее эволюрует линия, тем больше она приближается к вертикали; чем быстрее она эволюрует (как от  $T_2$  к F), тем больше она приближается к горизонтали.

**Филограмма.** В ортодоксальной филетической дендрограмме (фиг. 63) выражена информация трех типов: 1) степень различия — по абсциссе; 2) геологическое время — по ординате; 3) степень дивергенции — по углу дивергенции. Эта схема дает максимум информации, но два из трех типов информации (время ветвления и скорость дивергенции) определяются логическим путем. Хотя эта диаграмма, так же как фенограмма, обращает основное внимание на степень наблюдаемого сходства, она может быть более пригодна при решении проблем, связанных с конвергенцией и параллелизмом, а особенно проблем, создаваемых различными темпами эволюции.

Филогения, представленная в филограмме, выведена чисто логическим путем и вряд ли точно отражает реальную филогению. Подобным же образом вследствие мозаичности эволюции, т. е. различных темпов эволюции разных компонентов фенотипа, практически никакая схема не может дать адекватное представление о филогении.

Интересно, что различного рода схемы особенно полезны там, где классификация должна отклониться от идеала чисто кладистской классификации. Они помогают понять те случаи, когда параллельная эволюция требует горизонтальной классификации (гл. 4), или, как в случае птиц и крокодилов, когда особенно быстрая эволюция одной линии приводит к возникновению высшего таксона, в то время как все другие ветви остаются на уровне более низкой категории. Наконец, такие многомерные схемы служат полезным дополнением к линейной последовательности печатной классификации.

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПУБЛИКАЦИИ

Ни одно таксономическое исследование нельзя считать законченным, пока его результаты не опубликованы. Достижения в любой области науки становятся известны благодаря публикации — неотделимой части исследования. Это особенно справедливо в отношении такой обширной области, как зоологическая систематика, если учесть, что в ней работает так мало исследователей. Между тем прикладная биология в значительной степени зависит от успехов классификации организмов.

*Стратегия публикации.* В любой отрасли науки исследователь должен время от времени задавать себе вопрос, придерживается ли он наиболее продуктивной линии исследования (1.4.4). Не следует ли ему перенести центр тяжести на другие аспекты или же переключиться на другую группу организмов? Какого рода исследование особенно необходимо в той конкретной группе организмов, по которой он специализируется? Должен ли он сосредоточить свои усилия в области альфа-, бета- или гамма-таксономии? В большинстве случаев оказывается, что наиболее выгодная стратегия представляет собой продуманный компромисс между различными подходами.

Большая таксономическая ревизия поглощает очень много времени, и могут потребоваться годы работы, прежде чем можно будет что-то опубликовать. При этом неизбежно встает вопрос, нужны ли предварительные публикации и должен ли специалист подготавливать в то же самое время ряд более коротких статей, возможно относящихся к разным таксонам, чтобы выполнить план публикаций. Совершенно очевидно, что дублирование публикаций в целях увеличения числа названий в списке чьих-то работ никак нельзя считать оправданным. Однако бывают случаи, когда полевая работа и исследования, необходимые для подготовки всесторонней ревизии, могут привести к биологическим, эволюционным и биогеографическим открытиям, которые лучше публиковать отдельно.

Некоторым таксономистам бывает очень трудно закончить свои

рукописи. Однако следует помнить, что никакое исследование никогда не бывает «законченным». Всегда остаются области, в которых еще не проводилось коллектирование, и коллекции в отдаленных музеях, которые еще не удалось изучить. То же самое относится к экспериментальным исследованиям, где результаты публикуются, хотя можно было бы провести еще ряд экспериментов и притом в несколько ином плане. Следует помнить, что число специалистов очень ограничено, и они просто обязаны публиковать свои результаты, как только им удается сделать достаточно надежные обобщения.

*Документация и извлечение информации.* В последний перечень включено 8000 имен современных зоологов-систематиков (Блэквельдер и Блэквельдер, 1961), но многие из них не работают активно. Каждый год выступают с публикациями новые авторы. Следить за всей этой продукцией становится трудной задачей. Рано или поздно будет введена какая-нибудь система, позволяющая автоматически находить нужную информацию. К счастью для таксономистов-зоологов, «Zoological Record» дает относительно полный список всех новых имен и таксономических ревизий.

Таксономист должен прилагать все усилия, чтобы облегчить извлечение информации, и всячески избегать всего, что может затруднить этот процесс. Мы имеем в виду, в частности, изменение названий в нарушение принципов, изложенных в преамбуле Кодекса, а также излишнее дробление или объединение на родовом уровне, любое изменение общепринятой таксономической последовательности без веских на то причин и, наконец, выделение новых видов, не связанное с полными ревизиями.

## 11А. ТИПЫ ПУБЛИКАЦИИ

Таксономические публикации варьируют от краткого описания нового таксона, занимающего меньше страницы, до длинных монографий или справочников, которые могут состоять из нескольких томов. Сюда относятся работы, полезные в первую очередь для целей определения, а также ревизии и новые классификации. В одних работах основное внимание уделяется номенклатурным аспектам, в других — биологии, распространению или иллюстративному материалу. В истории изучения каждой группы организмов есть период, когда наиболее полезен тот или иной тип публикаций. Специалист должен хорошо представлять себе назначение каждого типа публикаций и выбрать один из них в качестве формы своей собственной следующей публикации в данной области. Начинаяшему могут быть полезны следующие замечания об этих разных типах таксономических публикаций.

Для разного рода таксономических публикаций используются многочисленные различные названия. К сожалению, смысл таких

названий не всегда одинаков в разных группах организмов. Справочный список (checklist) в орнитологии — это очень тщательная критическая ревизия, обычно с большой синонимикой и детальным рассмотрением географического распространения каждого вида и подвида. Справочный список в энтомологии — это обычно только перечень названий, часто в алфавитном порядке. Такие слова, как «справочник» (handbook) и «обзор» (review), также имеют разный смысл в разных областях. При чтении дальнейших разделов следует помнить об этом. Многие печатные работы объединяют в себе черты публикаций нескольких разных типов.

### **11А.1. Описание новых таксонов**

Отдельное описание новых подвидов, видов и родов, не входящее в состав ревизии или монографии, является наименее желательной формой таксономической публикации, если не считать тех случаев, когда речь идет о хорошо известных группах. При подготовке такого описания не удастся провести столь тщательного сравнения всех родственных видов, как при подготовке ревизии; во многих случаях результат сводится к увеличению и без того длинного списка номинальных видов еще на одно название. Специалисту, который в конце концов проводит ревизию, приходится разыскивать тип, который часто совершенно недоступен, и тратить много драгоценного времени, чтобы правильно его определить. Во многих случаях (если не в большинстве) описание отдельных новых видов в плохо изученных группах животных лишь мешает, а не помогает последующим исследователям. Такие отдельные описания оправданы только в тех случаях, когда новой форме необходимо дать название ввиду того, что она имеет большое биологическое или прикладное значение, или если группа была недавно ревизована и новому виду легко найти место в классификации. Теоретически, чтобы обеспечить адекватное описание даже одного вида, автор должен провести большую часть работы, на основе которой выполняется ревизия, и он мог бы довести свою работу до этого уровня, приложив незначительные дополнительные усилия. Слишком часто, однако, отдельные описания появляются в результате довольно поверхностного знакомства с предыдущими работами, и значительная доля синонимов возникает в результате таких описаний, а не более основательных ревизий.

### **11А.2. Краткие очерки и обзоры**

Краткие очерки и обзоры представляют собой сжатые сводки имеющихся сведений о некоторой группе, причем они не обязательно должны содержать какой-либо новый материал или новые интерпретации. Они просто служат для сведения воедино рассеян-

ной информации относительно данной группы; в будущем такая сводка может послужить основой для ревизии или монографического исследования. Примерами кратких очерков и обзоров служат следующие:

- La Rivers Ira, 1947, A synopsis of the genus *Endrodes* (Coleoptera: Tenebrionidae) [Краткий очерк рода *Endrodes* (Coleoptera: Tenebrionidae)], Ann. Ent. Soc. Amer., 40, 318—328.
- Ross H. H., 1946, A review of the Nearctic Lepidostomatidae (Trichoptera) [Обзор неарктических Lepidostomatidae (Trichoptera)], Ann. Ent. Soc. Amer., 39, 265—291, 37 figs.

### 11А. 3. Ревизии

В ревизиях представляются новые материалы или новые интерпретации в сочетании с изложением и переоценкой ранее имевшихся сведений. Полнота рассмотрения группы в ревизиях может быть очень различной. Одни ревизии монографичны по своему подходу, но не достигают уровня монографии из-за неадекватности материала. Другие ограничиваются изменением структуры группы. В эту категорию попадает большая часть важных современных таксономических работ по группам, где все еще продолжают открывать новые виды. Объектом таких ревизий может быть целое семейство (или части семейства), род или группа видов. Чаще всего встречаются ревизии родов, примером которых может служить следующая:

- Sommerman K. M., 1946, A revision of the genus *Lachesilla* north of Mexico (Corrodentia: Caeciliidae) [Ревизия рода *Lachesilla* к северу от Мехико (Corrodentia: Caeciliidae)], Ann. Ent. Soc. Amer., 39, 627—657, 4 plates.

### 11А. 4. Монографии

Монографии — это законченные систематические публикации. В них дается полное систематическое рассмотрение всех видов, подвидов и других таксономических единиц, причем предполагается, что автор досконально знает сравнительную анатомию группы, биологию рассматриваемых видов и подвидов, неполовозрелых стадий в группах, развивающихся с метаморфозом, и располагает подробными данными о распространении. Для тех, кто занимается проблемами эволюции, такие монографические труды являются наиболее ценным типом таксономической публикации. Монографии дают возможность подробно рассмотреть географическую изменчивость, родственные взаимоотношения и историю распространения. Обобщения, касающиеся структуры видов, способов видообразования, природы таксономических категорий и так далее, основываются на таких монографиях. Их недостаток состоит

в том, что они требуют более полного материала, чем другие типы таксономических работ. Однако с ростом коллекций в музеях разных стран подготавливать монографии становится все легче. Некоторые работы, отвечающие всем требованиям, предъявляемым к монографиям, публикуются под названием ревизий или под каким-либо другим названием. К сожалению, при современном состоянии наших знаний по многим группам, особенно по беспозвоночным, немногие таксономические работы заслуживают названия монографии. Чаще оказывается возможным создание монографий по позвоночным. Ниже приведено три довольно типичных примера монографий:

- Hubbell T. H., 1936, A monographic revision of the genus *Centophilus* (Orthoptera, Gryllacrididae, Rhaphidophorinae). [Монографическая ревизия рода *Ceuthophilus* (Orthoptera, Gryllacrididae, Rhaphidophorinae)], Fla. Univ. Publ., Biol. Sci. Ser., vol. II, № 1, 551 pp., 38 plates.
- Linsley E. G., 1961 ff., The Cerambycidae of North America [Cerambycidae Северной Америки], Univ. Calif. Publ. Ent., vol. 18 (97 pp., 35 pl.), vol. 19 (102 pp., 1 pl.) to be continued.
- Usinger R. L., 1966. Monograph of Cimicidae (Hemiptera—Heteroptera) [Монография семейства Cimicidae (Hemiptera—Heteroptera)], Thomas Say Foundation Publications, vol. 7, XI+585 pp.

### 11А. 5. Атласы

В последнее время обнаружилась необходимость иметь изображения всех видов, принадлежащих к той или иной таксономической группе. Это отражает неадекватность печатного слова для создания представления относительно общего вида животного. Идея атласа возникла также ввиду необходимости иметь строго сравнимые таксономические данные по каждому виду. Ввиду того, что издание атласов преследует чисто таксономические цели, они обычно содержат полусхематические рисунки, хотя по таким группам, как бабочки или птицы, приводятся также черно-белые или цветные фотографии. Примерами атласов могут служить:

- Ferris G. F., 1937—1950, Atlas of the scale insects of North America [Атлас щитовок Северной Америки], Stanford University Press, Stanford University, Calif., 5 vols.
- Ross S. and H. R. Roberts, 1943, Mosquito atlas [Атлас комаров]. American Entomological Society, Philadelphia, part 1, 44 pp., part 2, 44 pp.

### 11А. 6. Фаунистические работы

В фаунистических работах круг рассматриваемых вопросов определяется границами данной географической области, а не границами таксона. Существуют разные типы фаунистических работ, в разной степени полезные. В целом, чем шире рассматриваемая область, тем более полезна фаунистическая работа.

Примерами таких работ могут служить:

- Fauna of British India [Фауна Британской Индии], Taylor and Francis, London (многотомное издание, охватывающее большинство групп животных, публикуется начиная с 1888 г.).
- Biologia Centrali-Americana [Биология Центральной Америки], 1879—1915, parts 1—215. Dulau and Co., London.
- Faune de France [Фауна Франции], 1921—1967 et seq., vols. 1—68, Office Centrale de Faunistique, Paris.
- Фауна СССР, Зоологический Институт Академии наук СССР (опубликовано около 90 томов).

Примером списка местной фауны является:

- Brown H. E., 1939, An annotated list of the species of Jassinae known to occur in Indiana (Homoptera, Cicadellidae) [Аннотированный список видов Jassinae, встречающихся в Индиане (Homoptera, Cicadellidae)], Amer. Midland. Nat., 21, 663—673.

Отчеты об экспедициях и путешествиях также относятся к категории фаунистических работ. Они были полезными публикациями в ранний период истории таксономии, но такие отчеты об отдельных сборах теперь уже не вызывают большого интереса. Они никогда не дают возможности для проведения тщательной ревизионной работы, необходимой для правильного определения систематического положения экземпляров, нередко приводят к созданию новых названий, позже оказывающихся синонимами. В целом фаунистические отчеты относятся к наименее эффективным таксономическим публикациям. Время, необходимое для просмотра всех перечней мест сбора в описаниях местной фауны, можно было бы использовать гораздо более продуктивно на подготовку ревизии или руководства.

Особый тип публикаций составляют работы, посвященные специально вопросам определения местной фауны (см. ниже). Местные фауны в случае хорошо известных организмов дают натуралисту возможность собрать данные об экологии и поведении, часто на основании многих лет полевой работы. Такие публикации возможны лишь при условии, что знание данной фауны перешагнуло уровень альфа-таксономии.

### **11А.7. Полевые определители**

Некоторые работы хотя и принадлежат к числу таксономических, но предназначены в первую очередь или исключительно для определения в полевых условиях. В таких работах новые виды нарочито не рассматриваются и основное внимание обращается на четкость описания ключевых признаков или отличительных признаков. Примеры таких работ указаны в гл. 6.

### **11А.8. Руководства**

Руководствами называют работы, в которых всесторонне рассматривается какая-либо группа организмов, и в частности ее биология и распространение. Примером служит:

Palmer R. D. (ed.), 1962, Handbook of North American birds [Руководство по птицам Северной Америки], vol. 1, Yale University Press, New Haven, 567 pp.

В более широком смысле термин «руководство» (traité) используется для обозначения обзоров по большим областям зоологии (например, «Handbuch der Zoologie» Кюкенталля или «Traité de Zoologie» Грассе).

Иногда используется слово «трактат» (treatise) для обозначения таких руководств, как

Moore R. C. (ed.), 1953, Treatise on invertebrate paleontology [Трактат о палеонтологии беспозвоночных], Geological Society of America and University of Kansas Press.

### 11А. 9. Каталоги и справочные списки

Каталоги служат по существу указателем опубликованных сведений о таксонах; они составлены таким образом, чтобы по ним можно было найти все как таксономические, так и номенклатурные работы. Виды и роды часто перечисляются в них в алфавитном порядке, поскольку в большинстве случаев каталоги являются не чем иным, как некритическими (предшествующими ревизиям) списками номинальных видов. Ценность каталога зависит от его полноты, и поэтому его составление представляет собой чрезвычайно сложную техническую задачу, требующую большого терпения и детального знания библиографических источников и методов.

Справочный список — это краткое обобщение. Он служит основой классификации некоторой группы и удобным источником для справок при именовании экземпляров и систематизации коллекций. Справочные списки могут сильно различаться по своей детальности. Перечень названий заслуживает названия справочного списка (в отличие от каталога) только в том случае, если в нем делается тщательное различие между действительными названиями и синонимами. Название каждого вида обычно сопровождается более или менее подробными сведениями относительно его распространения. Справочные списки особенно полезны в хорошо изученных группах животных. Список, в котором виды рассмотрены критически и тщательно отделены от синонимов, считается «первичной зоологической литературой» (13.24), тогда как некритическое перечисление названий или номинальных видов таковой не считается.

Stone A. et al., 1965, A catalog of the Diptera of America north of Mexico [Каталог Diptera Америки к северу от Мехико], Agricultural Research Service, U. S. Dept. of Agriculture, Washington, D. C., 1699 pp.

McDunnough J., 1938—1939, Checklist of the Lepidoptera of Canada and the United States of America [Справочный список Lepidoptera Ka-

нады и Соединенных Штатов Америки], Part 1, Macrolepidoptera; part 2, Microlepidoptera, South. Calif. Acad. Sci. Mem., 1, 1—275; 2 (1), 1—171.

Maug E., 1941, List of New Guinea birds [Список птиц Новой Гвинеи], American Museum of Natural History, New York, 260 pp.

### 11А.10. Ревизии высших таксонов

Вследствие все возрастающего интереса к макротаксономии в последние годы появились многочисленные работы, в которых рассматриваются исключительно роды и таксоны еще более высокого ранга. Часто они содержат оценку признаков, которые использовались автором для суждения о родстве и филогении и для определения рангов. Примерами таких таксономических работ служат:

Corliss T. O., 1961, The ciliated protozoa: Characterisation, classification and guide to the literature [Ресничные простейшие: характеристика, классификация и введение в литературу], Pergamon Press, New York.

Edmunds G. F., 1962, The principles applied in determining the hierarchic level of the higher categories of Ephemeroptera [Принципы, применяемые при определении иерархического уровня высших категорий Ephemeroptera], Syst. Zool., 11, 22—31.

Ehrlich P. R., 1958, The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea) [Сравнительная морфология, филогения и классификация на уровне высших категорий бабочек (Lepidoptera: Papilionoidea)], Univ. Kansas. Sci. Bull., 39, 305—378.

Fell H. B., 1965, The early evolution of the Echinozoa [Ранняя эволюция Echinozoa], Breviora, 219, 1—17.

Greenwood P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman, and G. S. Myers, 1966, Phyletic studies of Teleostean fishes with a provisional classification of living forms [Филетические исследования костистых рыб и предварительная классификация ныне живущих форм], Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 131, 341—455.

Honigberg V. M. et al., 1964, A revised classification of the phylum Protozoa [Пересмотренная классификация типа Protozoa], J. Protozool., 11, 4—20.

Marcus E., 1958, On the evolution of animal phyla [Об эволюции типов животных], Quart. Rev. Biol., 33, 24—58.

Marg H., and G. V. Rabb., 1965, Relationships and zoogeography of the viperine snakes (Family Viperidae) [Родственные взаимоотношения и зоогеография гадюк (семейство Viperidae)], Fieldiana—Zool., 44, 161—206.

Maug E., and D. Amadon, 1951, A classification of the recent birds. [Классификация современных птиц], Amer. Mus. Novitates, 1496, 1—42.

Mitchener C. D., 1952, The Saturniidae (Lepidoptera) of the Western Hemisphere [Saturniidae (Lepidoptera) Западного полушария], Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 98, 339—501.

Newell N. D., 1965, Classification of the Bivalvia [Классификация Bivalvia], Amer. Mus. Novitates, 2206, 1—25.

Rosen D. E., and R. M. Bailey, 1963, The Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics [Пецилиевые рыбы (Cyprinodontiformes), их строение, зоогеография и систематика], Bull. Amer. Mus. Hist., 126, 1—76.

- Simpson G. G., 1945, The principles of classification and the classification of mammals [Принципы классификации и классификация млекопитающих], Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85, I—XVI, 1—350.
- Stunkard H. W., 1963, Systematics, taxonomy and nomenclature of the Trematoda [Систематика, таксономия и номенклатура Trematoda], Quart. Rev. Biol., 38, 221, 233.

### **11А. 11. Публикации по вопросам эволюции и биологические публикации**

Нерационально включать в одну публикацию слишком много разнородных данных. Это особенно относится к таксономической монографии. Такие работы обычно читают лишь несколько специалистов; любые содержащиеся в них данные, представляющие более широкий биологический интерес, не привлекут внимания биологов других специальностей и, следовательно, останутся незамеченными. Почти каждый автор таксономической ревизии делает интересные экологические, эволюционные или зоогеографические открытия, которые представляли бы большой интерес для других биологов. Вместо того чтобы похоронить эти открытия во введении к монографии, их следует публиковать в таких общих журналах, как «Ecology», «Evolution» или «Systematic Zoology», появившись в которых они, помимо всего прочего, привлекут внимание к монографии. Таксономисты все чаще поступают именно таким образом, чем отчасти и можно объяснить заметное изменение за последние годы общего облика таксономии в лучшую сторону. Ни одна другая область биологии не может сделать столь важные вклады в решение всех проблем, связанных с разнообразием органического мира. Таксономист обязан делать свои знания широко доступными, а не зарывать их в монографии или ревизии.

Помимо этих побочных продуктов, возникающих при подготовке монографий и ревизий, все больше и больше таксономистов публикуют короткие работы по эволюционной биологии, биологии поведения или экологии, являющиеся результатом частных исследований. Например, каждый том «Systematic Zoology» содержит статьи относительно цитологических или химических особенностей видов (и высших таксонов), их распространения, поведения, таксометрии, изменчивости, эндемизма, вымирания, серологии, географической изменчивости, видообразования, темпов эволюции, аллометрии и т. п., причем это лишь один из многих журналов, публикующих результаты эволюционных исследований, проводимых таксономистами. Кроме журнальных статей, существуют такие книги, как:

- Huxley J. (ed.), 1940, The new systematics [Новая систематика], Clarendon Press, Oxford.
- Mayr E., 1942, Systematics and the origin of species [Систематика и происхождение видов], Columbia University Press, New York.
- Rensch B., 1960, Evolution above the species level [Эволюция выше уровня вида], Columbia University Press, New York.

## 11А. 12. Теория и методы систематики.

Публикации, посвященные этим вопросам, составляют все большую часть таксономической литературы. Они цитируются во всех главах данной книги и перечисляются в списке литературы.

## 11Б. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПУБЛИКАЦИЙ

Большинство таксономических публикаций содержит определенный набор главных компонентов. Эти компоненты составляют основное содержание таких публикаций и поэтому заслуживают тщательного обсуждения. За прошедшие 200 лет в таксономии возникло много прекрасных (и некоторое число устаревших) традиций. Каждый таксономист должен знать, в чем они заключаются и почему следует придерживаться определенных стандартных процедур, если он хочет облегчить быстрое извлечение информации.

### 11Б. 1. Описания

Основная цель описания — помочь последующему опознаванию рассматриваемого таксона. Уже давно поняли, что разного рода описания достигают этой цели разными способами. Линней четко различал общее *descriptio* (*character naturalis*), с одной стороны, и полиномиальное *differentia specifica* (*character essentialis*) — с другой (Свенсон, 1945). Последнее содержит «основные признаки, по которым вид отличается от других видов того же рода». Это соответствует тому, что в настоящее время называют *диагнозом*.

Функции этих двух типов описаний — общего описания и диагноза — отнюдь не идентичны. Диагноз служит для того, чтобы отличать вид (или любой другой рассматриваемый таксон) от других известных сходных или близкородственных видов (таксонов). Общее описание имеет более широкие функции. Оно должно давать общее представление об описываемом таксоне. Оно должно содержать сведения не только о признаках, диагностичных по отношению к уже описанным видам, но также и о признаках, которые, быть может, помогут отличать данный вид от каких-то еще не известных нам видов. Кроме того, оно должно содержать сведения, представляющие интерес не только для таксономистов, но и для специалистов в других областях биологии.

Линней и многие таксономисты после него подчеркивали крайнюю практическую важность краткого и четкого диагноза. Лишь в редких случаях диагноз можно удачно объединить с общим описанием. Последнее в свою очередь, сколь бы исчерпывающе оно ни было, не всегда может заменить типовой экземпляр (13.48) и во многих случаях не заменяет иллюстраций.

В литературе все еще существует значительная путаница относительно значения и использования терминов «описание» и «диагноз». При описании животных таксономист преследует две цели: дать диагноз и провести ограничение. Диагноз<sup>1</sup> — это теория и практика различения объектов; ограничение (delimitation) — это теория и практика установления границ объектов. «Хотя оба входят в таксономию . . . они существенно отличны и их взаимодополняющие роли следует ясно себе представлять» (Симпсон, 1945). Хотя формальный диагноз в таксономической работе иногда помогает ограничению таксона, эту функцию выполняет в основном общее описание. Эти два термина — диагноз и описание — можно определить следующим образом.

*Описание.* Более или менее полное перечисление признаков таксона без специального выделения тех признаков, которые отличают его от других единиц того же ранга.

*Диагноз.* Краткое перечисление наиболее важных признаков или сочетаний признаков, специфичных для данного таксона, по которым его можно отличать от других, сходных или близкородственных таксонов.

Непосредственное сравнение данного вида (или другого таксона) с другими конкретно указанными видами (или другими таксонами) обычно называется *дифференциальным диагнозом*. Такое сравнение с другими видами оказывает большую практическую помощь исследователям, не имеющим материала по недавно описанной форме. В то же время это заставляет автора, описавшего новую форму, рассмотреть все данные за и против установления нового таксона (Ренш, 1934) и, таким образом, гарантирует, что диагностические признаки новой формы будут упомянуты. Если ближайшие родичи редки или плохо известны, полезно провести сравнение с хорошо известным, хотя и не столь близко родственным видом (13.19).

**11Б.1.1. Первое (оригинальное) описание.** Описание, опубликованное одновременно с предложением названия нового вида, рода или другого таксона, называется *оригинальным описанием*. Оно несет две основные функции. Первая, о которой говорилось выше, — облегчить последующее опознавание и определение; вторая — сделать новое название пригодным путем выполнения требований ст. 11—16 Кодекса (13.16).

Составление правильного описания имеет огромное значение. Описывающий должен передать свою мысль словами. Однако слова, как бы тщательно они ни подбирались, редко дают возможность получить полное представление о внешнем виде организма. И тем не менее описание должно быть таким, чтобы последующие исследователи могли определять экземпляры, не обращаясь к типу.

<sup>1</sup> От греческого διαίτυνωσχεῖν — различать между двумя [предметами].

В большинстве случаев при достаточно тщательной работе эта задача может быть выполнена, особенно если описание надлежащим образом сочетается с иллюстративным материалом.

Хорошее описание требует от автора: 1) досконального знания рассматриваемой группы организмов; 2) знания структуры описания и терминологии; 3) способности оценить различия и сходство; 4) способности отобрать и выделить наиболее важное; 5) полного понимания точного значения слов и грамматики языка, на котором дается описание; 6) учета интересов последующих исследователей. Феррис (1928) указывал: «Если работа [описывающего] по регистрации данных была проделана надлежащим образом, то эти данные пригодны для пересмотра и переоценки. Его заключение можно в случае необходимости проверить, с тем чтобы расширить их, изменить или отвергнуть, не обращаясь к типовым экземплярам».

При работе с менее хорошо изученными группами таксономист тратит значительную часть времени на сравнение одного описания с другим. Эта задача в любом случае трудна, но ее легче выполнить, если описания близки друг другу по стилю, структуре и по форме. Это вовсе не значит, что во всех случаях можно дать вполне стандартное описание, поскольку факторы, влияющие на порядок изложения, форму и стиль, варьируют от группы к группе. Но в пределах каждой отдельной группы можно сделать многое, чтобы стандартизировать описание и таким образом увеличить его эффективность и полезность (см. также 11Б.1.3).

**11Б.1.2. Стиль.** В описаниях, так же как и в диагнозах, как правило, пользуются телеграфным сжатым стилем. При этом обычно опускают артикли и глаголы и выбирают прилагательные и существительные, имеющие ясный смысл. Особое внимание уделяется правильному использованию заглавных букв и знаков препинания и логической последовательности изложения. Так, длинную фразу: «Длина головы на одну треть больше, чем ее ширина; длина усиков меньше длины тела, и при этом края концевых членников усиков покрыты зубчиками» — можно сделать гораздо короче: «Голова на треть длиннее ширины, усики короче тела, концевые членики зазубрены».

Описательный стиль второй фразы не нанес ущерба ни точности, ни ясности первой фразы, однако вторая фраза в два раза короче и ее можно быстрее прочитать и понять.

**11Б.1.3. Последовательность признаков.** Рекомендуемая последовательность признаков различна в диагнозе и в описании. В диагнозе принято давать признаки в порядке их диагностической важности (или в том порядке, который автор считает соответствующим их важности). Это облегчает быстрое опознавание. В полном же описании материал следует располагать в стандартном естественном порядке: например, части тела следует описывать, начи-

ная с передних и кончая задними, сначала со спинной, а затем уже с брюшной поверхности. Детали могут варьировать в зависимости от группы, однако естественный порядок, обеспечивающий быстрое сравнение, должен сохраняться. Например, последовательность описания животных, уплощенных в дорзо-вентральном направлении, должна быть иной, чем при описании латерально уплощенных или радиально симметричных животных, поскольку во время изучения они бывают ориентированы по-разному. Стандартная последовательность признаков гарантирует, что ни один важный признак не будет пропущен и что описание будет сравнимым. Очень трудно использовать таксономическую работу, в которой полдюжины видов описаны совершенно по-разному, причем, например, приводятся подробности строения усиков одного вида, переднеспинки другого и надкрыльев третьего. Такой способ делает сравнение совершенно невозможным. В солидных монографиях обычно принимается стандартная последовательность признаков, и авторы последующих описаний должны придерживаться ее, насколько это возможно.

Полезность описания можно повысить, используя приемы, позволяющие читателю быстро найти тот признак, который его интересует. Один из таких приемов заключается в разделении описания на параграфы в соответствии с основными частями тела (например, у насекомых: голова, грудь, брюшко, крылья, гениталии и т. д.). Если разделение на параграфы нежелательно, того же результата можно достигнуть, выделяя ключевые слова курсивом. Если автор придерживался естественной последовательности изложения, любой метод позволит читателю быстро найти нужное ему место, не читая всего описания.

*Продиктованное описание.* При подготовке ревизий большинство современных таксономистов диктует описание в автоматический записывающий аппарат, чтобы ускорить эту утомительную процедуру. Впоследствии машинистка может переписать то, что продиктовано. Когда для рассмотрения экземпляров под микроскопом нужны обе руки, используется звукозаписывающее устройство с ножной педалью и настольным микрофоном. Составляющий описание имеет перед собой список признаков в стандартной последовательности, которому он следует, диктуя описание каждого таксона. Этот метод значительно экономит время.

**11Б.14. Что включать в описание?** Исчерпывающее описание какого-либо организма заняло бы многие тома, в чем легко убедиться на примере руководств по морфологии (физической антропологии) и анатомии человека. Поэтому очевидно, что даже так называемое «подробное описание» какого-либо таксономического вида крайне выборочно и носит характер расширенного диагноза. Кроме того, в наши дни, когда стоимость печатания постоянно растет, становится все более важно не включать в описание не-

существенные подробности. Сколько существенного материала следует включать в описание, зависит от того, какая группа рассматривается, и в частности, от степени изученности этой группы. В чрезмерно длинных описаниях тонут существенные моменты, в чрезмерно коротких — упускаются важные данные. В то время как диагноз служит для того, чтобы можно было отличить некоторый вид от других известных видов, описание должно быть достаточно подробным, чтобы предусмотреть возможные отличия вида от еще не описанных видов. Описание должно, следовательно, быть более детальным в плохо изученных группах, поскольку невозможно предсказать, по каким признакам будет отличаться новый вид от тех видов, которые еще не открыты. Особое внимание следует уделить комплексам признаков, подверженным изменчивости в данной группе. Вместе с тем не следует забывать, что иногда подвиды у хорошо изученных видов птиц отличаются друг от друга по столь небольшому числу признаков, что пространное описание подвида было бы повторением описания вида. В подобном случае описание может совершенно не отличаться от диагноза; например, «сходен с подвидом *alba*, но крупнее, верх черновато-серый, не пепельно-серый» (далее следует таблица промеров).

Насколько это возможно, описания должны содержать все признаки, как позитивные, так и негативные, о которых известно, что они полезны или могут оказаться полезными при различении других таксонов на уровне той же категории. Однако признаки высших категорий следует опускать, за исключением тех случаев, когда они аномальны или если ранг таксона вызывает сомнения. Например, описание подвида певчего воробья не должно содержать ссылок на признаки, типичные для всех певчих воробьев (или, что еще хуже, для всех воробьев!). Нарушение этого правила не только ведет к напрасной трате времени и места, но и отвлекает внимание от существенных черт рассматриваемого таксона.

Кроме приведенных выше общих правил, составителю описания приходится полагаться почти исключительно на собственный здравый смысл. В описании, как ни в одной другой таксономической операции, навсегда запечатлены способности автора к тщательному наблюдению, точной регистрации, разумной интерпретации, а также к ясному и краткому описанию фактов, с которыми он имеет дело (см. также Кэйн, 1959b).

В описании должны быть указаны различия между полами, а в тех случаях, когда исследователь располагал экземплярами только одного пола, об этом следует ясно сказать (например, «самка не известна»). Точно так же следует указывать признаки неполовозрелых особей и личиночных стадий, а также включать все имеющиеся сведения о поведении, экологии и другие биологические данные. В случае видов-двойников такая информация часто оказывается важнее, чем морфологические признаки.

Должно ли описание основываться исключительно на типе? Это весьма спорный вопрос. Сторонники такого подхода ссылаются на то, что слишком часты случаи, когда оказывалось, что оригинальный материал, а следовательно, и описание относились к нескольким видам, в результате чего очень трудно бывало разделить признаки различных видов. Они указывают, что гораздо надежнее ограничить описание типом с последующим обсуждением изменчивости остального материала.

Другие полагают, что такой подход соответствует ошибочной типологической точке зрения, согласно которой типовому экземпляру придается особое значение, когда речь идет о признаках вида. Они предпочитают составлять описание на основании всего материала (гиподигм Симпсона), указывая в конце описания, по каким признакам типовый экземпляр отличается (если он отличается вообще) от остального материала.

В сущности оба метода сходны в том, что в обоих случаях рекомендуется: 1) описывать весь диапазон изменчивости материала по данному виду; 2) указывать особые черты голотипа. Разные авторы могут достигать этих целей разными методами.

**11Б.1.5. Описание окраски.** Во многих группах различия в окраске относятся к числу наиболее важных диагностических признаков. Подробное описание общего характера окраски и точных оттенков разных цветов существенно, таким образом, во многих таксономических группах. Подвидовые различия у птиц, у млекопитающих и у бабочек часто проявляются главным образом в окраске. В связи с этим делалось много попыток стандартизировать описание цветов, поскольку такие слова, как «рыжеватый» или «рыжегато-коричневый», могут вызывать у разных таксономистов представления о разных оттенках. Именно поэтому в таксономии широко используются шкалы цветов. Можно особенно рекомендовать шкалы Риджуэя (1912), Мерца и Пола (1950) и Виллалобос-Домингеца и Виллалобоса (1947). Когда речь идет о тончайших оттенках цвета, целесообразно проводить непосредственное сравнение с топотипическим материалом. Измерительные приборы (спектрофотометры) придают таким сравнениям объективность и позволяют производить количественную оценку, что необходимо для статистической обработки (Лубнов и Нитхаммер, 1964; Силендер и др., 1965).

**11Б.1.6. Числовые данные.** Запись серии точных измерений — неотъемлемая часть хорошего описания. Если новая форма отличается от своих родичей по пропорциям, то эти пропорции также необходимо указать (гл. 7 и 9). Следует приводить точные данные, характеризующие те черты структуры или окраски, число которых подвержено изменчивости (число пятен, шипов, чешуй, хвостовых перьев и т. п.). Причины, обуславливающие важность таких данных, отмечены в гл. 9.

**11Б.1.7. Форма описания.** Для полного описания вида можно предложить следующую форму:

*Научное название и его автор*

Библиографическая справка относительно места, даты и автора оригинального описания

Тип (включая типовую местность и место хранения)

Синонимика (если имеются синонимы; см. ниже)

Диагноз и дифференциальный диагноз (краткое перечисление основных отличий от ближайших родичей — см. выше)

Описание

Измерения и другие числовые данные

Область распространения (географическая)

Место обитания (экологические заметки) и горизонт (для ископаемых)

Обсуждение

Перечень исследованного материала

Поскольку тип является носителем названия, данные о нем следует помещать непосредственно после названия (так же как данные о типе каждого синонима), а не после описания.

В случае нового вида форма описания следующая:

*X-us albus* species nova.

Тип (включая указание типовой местности и места хранения).

Диагноз и так далее, как при описании.

**11Б.1.8. Иллюстрации.** В большинстве случаев иллюстрации значительно более ценны, чем словесные описания. Все, что можно достаточно ясно и наглядно отразить в рисунке, следует представить в виде иллюстраций. Ценность иллюстраций признается международными правилами, поскольку научное название, данное на основании опубликованной иллюстрации (до 1 января 1931 г.), считается действительным, даже если оно не сопровождается ни единым словом описания [ст. 16(a) (I и VII)]. Подобное присвоенное названия, основанное на иллюстрации, было общепринятым во времена Линнея. В наши дни, однако, хорошие таксономисты всегда представляют вместе с иллюстрациями диагноз и полное описание. Обсуждение вопроса об иллюстрациях см. в разд. 11Б.4.

**11Б.1.9. Переописание.** Переописание первоначально плохо описанных форм — крайне важный элемент работы, связанной с составлением ревизий, и другой таксономической работы. При современном состоянии наших знаний о многих группах животных переписание имеет более важное значение, чем описание новых форм. Феррис (1928), обсуждая эту фазу в энтомологической систематике, указывал, что:

... К сожалению, почти в каждой группе насекомых большую часть именованных видов нельзя опознать с уверенностью или даже вообще нельзя опознать на основании существующей литературы. Для развития нашей науки более важно переписывать такие формы, чем описывать новые виды. Исследователь должен рассматривать переписание таких форм как существенную часть своей работы по любой группе, которую он выбрал для изучения. Тот факт, что вид получил название, не должен существенно изменять подход к его рассмотрению... Цель состоит не в том, чтобы давать видам названия, а в том, чтобы изучать их. Автор, который способствует истинному познанию видов, делает гораздо больше, чем тот, кто просто дает им названия. Тот факт, что имя автора сопровождается названием описанного им нового вида, не должен влиять на его деятельность.

Автор данной книги вполне согласен с этой точкой зрения.

Экземпляр или экземпляры, на которых основано переписание или иллюстрация, должны быть ясно указаны, поскольку, если окажется, что вид был определен неверно, можно будет предложить новый вид *X-us albus* Jones, nec Smith. В таком случае типовым экземпляром нового вида будет экземпляр (или один из экземпляров), на котором было основано переписание или иллюстрация.

Если в литературе имеется хорошее, правильно составленное описание, то нет необходимости вновь и вновь публиковать его копии. Достаточно привести библиографическую справку.

**11Б.1.10. Описание высшего таксона.** Большая часть того, что было сказано относительно описания видового таксона, в равной мере относится и к высшим таксонам. Однако в описании нового высшего таксона по традиции подчеркиваются диагностические признаки. Указание типового вида (в случае рода) или типового рода (в случае семейства) позволяет уменьшить количество материала, которое необходимо включить в описание.

В случае высших таксонов позвоночных хорошей традицией является использование признаков скелета, которые были бы диагностическими для ископаемых. У моллюсков и других групп беспозвоночных, сохраняющихся в ископаемом состоянии, модификации твердых частей, используемых для диагноза, обычно одни и те же как у современных, так и у ископаемых форм.

Форма изложения следующая:

*X-us* genus novum.

Типовой вид.

Диагноз, описание, список включаемых низших таксонов, обсуждение.

**11Б.1.11. Выводы.** Рекомендации по подготовке описаний можно суммировать следующим образом:

- 1) таксономические признаки следует рассматривать в стандартной последовательности;
- 2) следует выделять наиболее заметные признаки;

3) описание должно сопровождаться непосредственным диагностическим сравнением с ближайшим родичем или родичами;

4) поскольку словесное описание редко дает адекватное представление о диагностических признаках таксона, во всех случаях, когда это возможно, следует давать соответствующие иллюстрации;

5) описание должно содержать количественные данные, дополненные данными о географическом распространении, экологии, образе жизни и т. д.;

6) в плохо изученных родах следует давать видам полное описание;

7) формальное описание должно сопровождаться неформальным обсуждением изменчивых признаков;

8) описание должно сопровождаться полной информацией о типовом экземпляре и другом материале, которым располагает автор;

9) признаки, общие для всех членов следующей высшей категории, в описании упоминать не следует.

## **11Б. 2. Синонимика**

Различные названия, данные одному и тому же таксону, являются синонимами (13.23). На ранних этапах разработки таксономии любой группы организмов правильное установление синонимов, вероятно, самая важная задача. Решение всех других задач (таких, как разработка классификации и подготовка ключей) зависит от того, насколько правильно составлена и насколько полна синонимика. Полная синонимика каждого вида и рода необходима, таким образом, либо при первом монографическом описании или ревизии какого-либо высшего таксона, либо в том случае, когда предшествующая ревизия устарела.

К сожалению, подготовка не только исчерпывающей синонимики, но также списка всех ссылок на предшествующие публикации со всеми возможными биномиальными сочетаниями (в случае изменения рода) считается некоторыми таксономистами чуть ли не идеалом научной работы. Затраты на печатание бесконечно повторяющихся названий и ссылок (часто каждая ссылка — на отдельной строке!) совершенно не пропорциональны извлекаемой из этого пользе. Фридмен (1955) в части II книги Риджуэя «Птицы Северной Америки» показал, к чему приводит такая система в случае таксономической группы, по которой имеется богатая литература. Другие примеры дают монографии по млекопитающим и по рыбам.

В настоящее время по хорошо изученным группам животных принято перечислять в синонимике только названия, которые не были указаны в предшествующих работах или были указаны в них

неверно. Например, в «Справочном списке птиц мира» (“Checklist of the Birds of the World”, 1931 и последующие) Питерса не перечисляются синонимы, которые можно найти в предшествующих работах, таких, как «Каталог птиц Британского музея» («Catalogue of Birds of the British Museum», 1873—1892), «Список птиц» (“Handlist of Birds”, 1896—1910), для американских видов — каталог (1918—1944) Хелмайра и для палеарктических видов — каталог Вори (1959—1965). В более поздних справочных списках не повторяются синонимы, правильно указанные у Питерса. В список заносят только истинные синонимы, а не просто новые сочетания. Вероятно, ни в каком другом разделе таксономической статьи нельзя достигнуть такой экономии, как в так называемой синонимике.

Существует много групп животных, особенно насекомых, для которых в настоящее время имеются только алфавитные списки номинальных видов. Очевидно, первая ревизия по такой группе должна давать полную синонимику. Однако даже в плохо изученных группах не обязательно повторять снова синонимы, правильно указанные в последней из предшествующих работ, даже если в других отношениях эта работа устарела. Поскольку названия, употребленные в рукописи (*nomina pida*), не имеют права на существование в номенклатуре, их включение в синонимику лишь вносит путаницу и его следует избегать (13.16).

Новую синонимику лучше всего приводить, придерживаясь следующего расположения данных: 1) научное название (в его оригинальной форме); 2) автор; 3) дата публикации; 4) ссылка; 5) типовая местность; 6) местонахождение типа в настоящее время (не обязательно). Например,

*Oncideres rhodostictus* Bates

*Oncideres rhodosticta* Bates, 1885, Biol. Cent.-Amer., Coleopt., 5, 367 [Лердо, Мекс., Брит. муз. (Ест. ист.)].

*Oncideres trinodatus* Casey, 1913, Mem. Coleopt., 4, 352 [Эль Пазо, Тех.; Нац. муз. США]. Новая синонимика<sup>1</sup>.

Такая форма рекомендуется для ревизии группы, по которой имеется хороший каталог. Для плохо изученных групп, как указывалось выше, может потребоваться полная синонимика (т. е. список научных названий, неправильных и правильных). Полная синонимика должна содержать ссылки на все работы, имеющие номенклатурное или зоологическое значение, расположенные в хронологическом порядке под теми названиями животных (правиль-

<sup>1</sup> Эта синонимика была опубликована как новая в J. Econ. Entomol., 33, 562, 1940. То, что она используется в качестве примера здесь и далее в этой главе, не следует воспринимать как изменение номенклатуры. Слова НОВАЯ СИНОНИМИКА обычно набирают прописными буквами, чтобы привлечь внимание.

ными или неправильными), которые фактически дал им тот или иной автор.

Многие авторы используют удобный прием, ставя запятую между названием вида и именем автора [*X-us albus*, Smith (nec Brown)], чтобы отличить неправильное определение, которое не имеет номенклатурного статуса, от гомонима [*X-us albus* Jones (nec Brown)], который такой статус имеет. Полная библиографическая синонимика в том виде, в каком она используется в первой ревизии плохо изученного рода, обычно выглядит следующим образом:

*Oncideres rhodostictus* Bates

- Oncideres rhodosticta* Bates, 1885, Biol. Cent.-Amer., Coleopt., 5, 367 [тип: Лердо, Мекс.; Брит. муз. (Ест. ист.)]; Linsley, 1940, J. Econ. Entomol., 33, 362 (синон., распростр.); Linsley, 1942, Proc. Calif. Acad. Sci., (4), 24, 76 (распростр.); Dillon and Dillon, 1945, Sci. Pub. Reading Mus., no 5, XV (ключ); Dillon and Dillon, 1946, loc. cit., 6, 313, 382 (ревиз.).
- Oncideres putator*, Horn (nec Thomson, 1868) 1885, Trans. Amer. Ent. Soc., 12, 195 (ключ, распростр.); Schaeffer, 1906, Can. Ent., 38, 19 (ключ).
- Oncideres cingulatus*, Hamilton (partim.) (nec Say, 1826), 1896, Trans. Amer. Ent. Soc., 23, 141 (распростр.).
- Oncideres trinodatus* Casey, 1913, Mem. Coleopt., 4, 352 (тип: Эль-Пасо, Тех., Нац. муз. США).
- Oncideres* sp., Craighead, 1923, Can. Dept. Agr. Bull., 17, (n. s.), стр. 132 (личинка, хозяева).
- Oncideres pusiulatus*, Essig (nec Le Conte, 1854), 1926, Insects of Western North America, стр. 460, рис. 368 (образ жизни, распростр.).

Обратите внимание, что типовая местность и местонахождение типа указаны для всех подлинных синонимов.

Приведенная выше синонимика в сокращенном справочном списке может выглядеть следующим образом:

*Oncideres Serville*, 1835

1. *rhodostictus* Bates, 1885  
*trinodatus* Casey, 1913

So. Calif. to Tex.  
No. Mex.  
L. Calif.

Если в конце списка приведена библиография, полезно дать ссылки на соответствующие страницы, которые можно затем отыскать в библиографии по имени автора, дате и странице — например, *rhodostictus* Bates, 1885, 367.

Если желательно указать различные сочетания, в которых встречалось каждое название, это можно сделать, взяв самое старое видовое название и проследив его по всем сочетаниям, затем следующее по давности и т. д., например:

*Megacillene antennata* (White)

- Clytus antennatus* White, 1855, Cat. Coleopt. Brit. Mus., 8, 252 [тип: «3. по берегу Америки»; Брит. муз. (Ест. ист.)].
- Cyllene antennatus*, Horn, 1880, Trans. Amer. Ent. Soc., 8, 135 (опис., син., распростр.); Craighead, 1923, Can. Dept. Agr., Bull. 27, стр. 33 (личинка, биол.); Hopping, 1937, Ann. Ent. Soc. Amer., 30, 411, табл. 1 (ревиз.).
- Megacyllene antennata*, Casey, 1912, Mem. Coleopt., 3, 348, 351 (опис.).
- Arhopalus eurystethus* Le Conte, 1858, Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 1858, 82 [тип. Сонора, Мекс.; Муз. сравн. зоол., Гарвард]; Le Conte, 1859, см. Thomson, Arcana Naturae, стр. 127, табл. 13, рис. 9.

В приведенном выше примере запятая между отдельным сочетанием и именем автора использовалась на этот раз для различия между новым сочетанием (*Cyllene antennatus*, Horn, 1880) и первоначальным сочетанием (*Clytus antennatus* White, 1855).

Родовая синонимика обрабатывается в основном так же, как и видовая, за исключением того, что в случае новой синонимики или полной библиографии тип рода (и описавший его автор, если таковой имеется) указывается вместо типовой местности и местонахождения типа. В качестве примера может быть приведена синонимика рода *Dicrurus*, как ее приводит Вори (1949) в своей ревизии семейства Dicruridae.

- Dicrurus* Vieillot, 14 апреля, 1816, Analyse d'une nouvelle ornithologie élémentaire, стр. 41. Тип, согласно последующему обозначению, *Corvus balticassius* Linnaeus (G. R. Gray, 1841, A list of the genera of birds, ed. 2, стр. 47).
- Edolius* Cuvier, 7 дек., 1816, Le règne animal, vol. 1, стр. 350. Тип, согласно последующему обозначению, *Lanius forficatus* Linnaeus (G. R. Gray, 1855), Catalogue of the genera and subgenera of birds, стр. 58).
- Drongo* Tickell, 1833, Jour. Asiatic Soc. Bengal., vol. 2, стр. 573. Тип по монотипичности, *Drongo caerulescens* Tickell=*Lanius caerulescens* Linnaeus.
- Chibia* Hodgson, 1836, India Rev., т. 1, стр. 324. Тип, согласно последующему обозначению, *Edolius barbatus* J. E. Gray=*Corvus hottentottus* Linnaeus (G. R. Gray, 1841, A list of genera of birds, изд. 2, стр. 47).
- Bhringa* Hodgson, 1836, India Rev., т. 1, стр. 325. Тип в соответствии с первоначальным описанием и по монотипичности, *Bhringa tectirostris* Hodgson.
- Bhuchanga* Hodgson, 1836, India Rev., т. 1, стр. 326. Тип, согласно последующему обозначению, *Bhuchanga albirictus* Hodgson (Sharpe, 1877, Catalogue of birds in the British Museum, т. 3, стр. 245).
- Chaptia* Hodgson, 1836, India Rev., т. 1, стр. 326. Тип по монотипичности, *Chaptia muscipetoides* Hodgson=*Dicrurus aeneus* Vieillot.
- Dissemurus* Gloger, 1841, Gemeinütziges Hand- und Hilfbuch der Naturgeschichte, стр. 347. Тип по монотипичности *Cuculus paradiseus* Linnaeus.
- Musicus* Reichenbach, 1850, Avium systema naturale, табл. 88, рис. 9. Изображение родовых признаков, виды не приведены, ср. Vopararte, 1854, Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 38, 450. Тип в соответствии с тавтономией, *Dicrurus musicus* Vieillot=*Corvus adsimilis* Bechstein.

*Dicranostreptus* Reichenbach, 1850, *Avium systema naturale*, табл. 88, рис. 12. Изображение родовых признаков, виды не приведены. Тип, согласно последующему обозначению, *Edolius megarhynchus* Quoy et Gaimard (G. R. Gray, 1855; *Catalogue of the genera and subgenera of birds*, стр. 58).

### 11Б. 3. Ключи

Назначение ключа — облегчить определение экземпляра (4.3.1 и 7.3). Эта цель достигается путем расположения соответствующих диагностических признаков в виде ряда альтернатив; исследователь находит правильное название для своего экземпляра, производя тот или иной выбор на каждом из последовательных шагов.

Процедуру определения в какой-то мере можно сравнить с тем, как врач при помощи ряда вопросов и обследований приходит в процессе исключения и подтверждения к правильному диагнозу; ее можно сравнить также с методом элиминации при определении культур бактерий.

Ключи использовались для определения еще в древности. Значительная часть аристотелевой классификации животных имела форму простых дихотомических альтернатив («бескровные или имеющие кровь» и т. д.). Восс (1952) дает интересное описание истории применения ключей в биологической систематике. Меткаф (1954) приводит некоторые указания относительно построения ключей. В аристотелевом методе ключи были инструментом логики классификации. Типологически объект представлял собой либо *A*, либо не-*A*. Использовать ключ типологически для целей классификации ошибочно ввиду политетической природы многих таксонов. С другой стороны, если ключ используется как чисто прагматический прием, таксономисту не очень мешает существование политетического таксона, поскольку его можно выделить в ключе несколько раз. Это было бы фатально для классификации, но не является помехой в процедуре определения.

Ключи служат вместе с тем и средством таксономического анализа, поскольку в процессе их составления приходится отбирать, оценивать и располагать в определенном порядке таксономические признаки. В этом смысле составление ключей является неотъемлемой частью таксономической процедуры, а также способом представления данных.

Составление ключей — трудоемкая работа, требующая много времени и связанная с отбором и анализом наиболее удобных и наиболее диагностичных признаков. Идеальные ключевые признаки свойственны в равной степени всем особям популяции (независимо от возраста и пола); они абсолютны (две скутеллярные щетинки или одна скутеллярная щетинка); это должны быть внешние признаки, с тем чтобы их можно было наблюдать непосредственно и без специальных приборов; наконец, они относительно

постоянны (не подвержены чрезмерной индивидуальной изменчивости). К числу признаков, не подходящих для ключа, относятся те, которые требуют знания всех возрастов и стадий данного вида (например, «имеется половой диморфизм» или «половой диморфизм отсутствует»; «самец крупнее самки» или «самец мельче самки», «осенняя линька полная» или «осенняя линька частичная»), относительные признаки, не имеющие абсолютного стандарта (например, «темнее» или «светлее»; «крупнее» или «мельче») и перекрывающиеся признаки («крупнее, крыло от 152 до 162» или «мельче, крыло от 148 до 158»).

В большинстве случаев данные позволяют выбрать несколько признаков для разных первичных и вторичных подразделений ключа. Именно здесь автор должен проявить свое умение выбрать наиболее подходящие признаки на разных уровнях. Если он не может решить, какому подходу к проблеме, филогенетическому или утилитарному, следует отдать предпочтение, он должен помнить, что первоочередное назначение ключа — утилитарное; филогения будет учтена в диаграммах, списках, номерах или в последовательности рассмотрения. Однако при составлении ключей для плохо изученной группы (со многими неописанными видами) полезно строить их таким образом, чтобы близкородственные виды располагались рядом. Это облегчает последующее включение новых видов, а также решение вопроса о том, нов ли данный вид. Хорошо, когда материал позволяет построить ключ, который дает возможность представить родство без ущерба для главной цели — обеспечения определения. В настоящее время созданы программы для построения ключей на вычислительных машинах. Это один из многих путей использования вычислительных машин в таксономии (Ким и др., 1966).

Хороший ключ строго дихотомичен, т. е. в каждом его пункте имеется не более двух альтернатив<sup>1</sup>. Альтернативы должны быть точными. В идеале утверждения должны быть достаточно четки, чтобы можно было произвести определение по одному экземпляру, без сопоставления с другими видами. Во всяком случае, определение должно быть возможно без привлечения экземпляров другого пола или неполовозрелых особей. При наличии диморфизма определение таких экземпляров должно производиться по другим ключам. В том случае, если ключевой признак четко разделяет все виды данного рода на две группы, за исключением одного или двух видов, промежуточных или изменчивых по данному признаку, вполне правомерно включить эти изменчивые виды в оба подразделения. Таким образом, данное видовое название может повторяться

---

<sup>1</sup> Если невозможно составить ключ, который позволял бы определять все виды, следует четко сказать об этом и объединить в группы те виды, которые не могут быть диагностированы по ключевым признакам.

РАСПОЛОЖЕНИЕ КЛЮЧЕВЫХ ПРИЗНАКОВ <sup>1)</sup>

Название вида	Крылья	Усики	Цвет усиков	Глаза	Членики лапок	Окраска ног
<i>smithi</i>	Прозрачные	Нитевидные	<i>Черный</i>	Цельные	<i>Линейные</i>	Черная
<i>completa</i>	<i>Непрозрачные</i>	<i>Зубчатые</i>	Черный	<i>Цельные</i>	Линейные	Черная
<i>emarginata</i>	<i>Непрозрачные</i>	<i>Зубчатые</i>	Черный	<i>С вырезкой</i>	Линейные	Черная
<i>rufipes</i>	<i>Непрозрачные</i>	<i>Нитевидные</i>	Черный	Цельные	Линейные	<i>Красная</i>
<i>nigripes</i>	<i>Непрозрачные</i>	<i>Нитевидные</i>	Черный	Цельные	Линейные	<i>Черная</i>
<i>flavicornis</i>	Прозрачные	Нитевидные	<i>Желтый</i>	Цельные	<i>Двулопастные</i>	Черная
<i>ruficornis</i>	Прозрачные	Нитевидные	<i>Красный</i>	Цельные	<i>Линейные</i>	Черная
<i>californica</i>	Прозрачные	Нитевидные	<i>Черный</i>	Цельные	<i>Двулопастные</i>	Черная

<sup>1)</sup> Признаки, использованные в примерах, выделены курсивом.

в ключе. Следует выбрать такую процедуру, которая обеспечивает наиболее быстрое и четкое определение. Обычно новые виды не должны обозначаться в ключе как таковые. Кроме того, в ключе не принято указывать авторов названий видов, если только эти авторы упоминаются где-либо еще в данной статье.

Стиль ключей телеграфный, подобный стилю описаний, и фразы обычно разделяются точкой с запятой. Даже если первые противопоставляемые признаки в каждом пункте диагностичны и определены, желательно приводить дополнительные признаки на случай, если первый признак окажется плохо различимым или если экземпляр окажется либо поврежденным, либо неверно смонтированным. Один из наиболее удобных методов сбора данных для построения ключа показан на конкретном примере (табл. 14), иллюстрирующем применение метода и последующий анализ. Этот пример сильно упрощен, чтобы яснее продемонстрировать метод.

В таксономических работах используются ключи нескольких типов, причем все они дихотомические и основаны на серии выборов. Чаще всего используется *дихотомический скобочный ключ*; другой тип — *ступенчатый ключ*<sup>1</sup>. Последний имеет то преимущество, что взаимоотношения различных подразделений очень наглядны. Его недостатки, особенно если ключ длинный, заключаются в том, что теза и антитеза могут быть расположены далеко друг от друга и что такой ключ занимает много места. В силу этого по такому типу строятся обычно только короткие ключи, ключи для определения высших таксонов или сравнительные ключи (ключи, которые не только служат для целей определения, но в которых также рассматриваются одни и те же сравнительные признаки на каждом уровне для каждой группы). Ступенчатый ключ, основанный на гипотетических данных, приведенных в табл. 14, мог бы иметь следующий вид:

А. Крылья непрозрачные

Б. Усики зубчатые

В. Глаза цельные . . . . . *completa*

ВВ. Глаза с вырезкой . . . . . *emarginata*

ББ. Усики нитевидные

В. Ноги красные . . . . . *rufipes*

ВВ. Ноги черные . . . . . *nigripes*

АА. Крылья прозрачные

Б. Членики лапок линейные

В. Усики черные . . . . . *smithi*

ВВ. Усики красные . . . . . *ruficornis*

<sup>1</sup> Ключи первого типа у нас обычно называют «шведскими», а второго типа — «английскими». — *Прим. ред.*

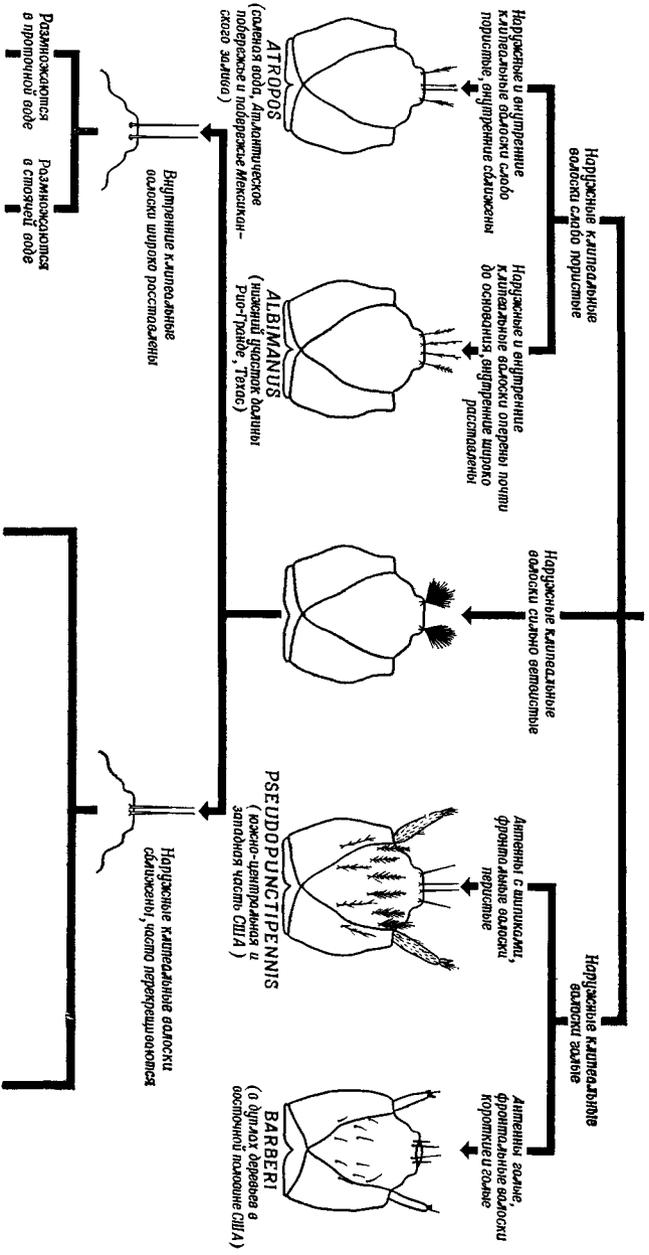
## ББ. Членики лапок двулопастные

В. Усики черные . . . . .	<i>californica</i>
ВВ. Усики желтые . . . . .	<i>flavicornis</i>

Большинство таксономистов пользуется почти исключительно ключом второго типа, т. е. *скобочным* ключом. Этот ключ имеет то преимущество, что теза и антитеза помещаются рядом, и это облегчает сравнение; кроме того, этот ключ занимает меньше места, поскольку он не ступенчатый. Если такой ключ правильно составлен, по нему одинаково легко двигаться вперед или назад, следуя цифрам, которые показывают путь, проходимый при разных выборах. Ключ этого типа наилучшим образом соответствует своему диагностическому назначению. Его основной недостаток заключается в том, что взаимоотношения подразделений незаметны на глаз. Скобочный ключ, основанный на тех же данных, которые использовались ранее, выглядит следующим образом:

1.	Крылья непрозрачные . . . . .	2
	Крылья прозрачные . . . . .	5
2. (1)	Усики зубчатые . . . . .	3
	Усики нитевидные . . . . .	4
3. (2)	Глаза цельные . . . . .	<i>completa</i>
	Глаза с вырезкой . . . . .	<i>emarginata</i>
4. (2)	Ноги красные . . . . .	<i>rufipes</i>
	Ноги черные . . . . .	<i>nigripes</i>
5. (1)	Членики лапок линейные . . . . .	6
	Членики лапок двулопастные . . . . .	7
6. (5)	Усики черные . . . . .	<i>smithi</i>
	Усики красные . . . . .	<i>ruficornis</i>
7. (5)	Усики желтые . . . . .	<i>californica</i>
	Усики желтые . . . . .	<i>flavicornis</i>

Среди различных других ключей заслуживают упоминания предназначенные для специальных целей рисуночные ключи. Рисуночный ключ полезен для определения в полевых условиях, выполняемого неспециалистом. Например, во время второй мировой войны противомаларийные команды основывали свои операции по борьбе с комарами на результатах полевых определений личинок комаров Anophelinae (фиг. 64). Так как наиболее существенные признаки были не только описаны, но и изображены, то этими ключами могли пользоваться не только энтомологи, но также медики и инженеры. Другими примерами рисуночных ключей служат ключ Корлиса (1959) для определения высших таксонов инфузо-





рий и ключ Эдмондсона (1949) для коловраток рода *Ptygura*. Рисуночные ключи используются также в полевых определителях цветковых растений и позвоночных.

Те, кто пользуется ключами, должны всегда помнить об утилитарной задаче ключей и используемых в них признаков. Признак, по которому «выделяется» данный таксон, может не иметь особого биологического или филогенетического значения для этого таксона. Это — просто признак, который наилучшим образом гарантирует правильное определение. Ключи не отражают филогенетических отношений.

#### **11Б. 4. Иллюстрации**

Старая китайская поговорка гласит: «Одна картина стоит тысячи слов». Это в полной мере относится к иллюстрациям в таксономических работах. Часто совершенно невозможно адекватно описать сложную структуру, например хитинизированные части генитального аппарата насекомого или пальпы самца паука. Ценность описаний без иллюстраций для многих организмов довольно ограничена.

В каждом случае таксономист должен решить, какого рода иллюстрация была бы наиболее полезна. За исключением особых случаев, точный, но несколько схематичный штриховой рисунок служит наиболее полезной иллюстрацией для таксономической работы. Хорошо, если исследователь наделен талантом художника. Однако и при отсутствии способностей к рисованию не следует отчаиваться, поскольку четкие схематичные рисунки вполне достаточны, а для научных целей иногда даже лучше, чем художественные рисунки. Феррис [1928] назвал такой тип рисунка наброском (*drafting*) и выразил мнение, что каждый добросовестный исследователь может научиться делать удовлетворительные рисунки такого рода. По этому вопросу было опубликовано несколько книг и руководств (например, Кул, 1949; Станиленд, 1953; Папп, 1968, и особенно Цвейфель, 1961).

Карандашные наброски следует делать мягким карандашом; для животных с двусторонней симметрией следует «проверять» рисунок на симметричность, сопоставляя одну его половину с другой с помощью тонкой полупрозрачной бумаги.

Первый контур можно сделать от руки, однако (по крайней мере в случае микроскопически малых организмов) это можно делать быстрее и точнее с помощью того или иного механического приспособления. Вероятно, наиболее известным из них является рисовальный аппарат, который посредством призм и зеркала проецирует изображение в микроскопе на лист бумаги. Работая с этим аппаратом, можно смотреть в микроскоп и видеть объект как бы наложенным на изображение листа бумаги. Тщательно

отладив освещение, можно нарисовать контур, имея в поле зрения объект и кончик карандаша (налагающиеся друг на друга). Другой способ получения контура — прямая проекция изображения на экран или на бумагу с помощью микропроектора, присоединенного к микроскопу. Третий способ — фотографирование объекта и печатание увеличенных снимков на матовой бумаге. Контур можно обвести тушью непосредственно на фотографии, а затем смыть фотоэмульсию. Некоторые исследователи предпочитают делать наброски от руки на линованной бумаге, руководствуясь сеткой, нанесенной на окуляр микроскопа.

Тип карандашей, цветных карандашей, перьев и бумаги, пригодных для различного рода рисунков, описан в работах, приводимых в списке литературы. В магазинах канцелярских и художественных принадлежностей можно получить соответствующие советы.

Для карт, которые часто служат важными иллюстрациями к таксономическим работам, лучше всего использовать готовые контурные карты, на которые можно наклеить кусочки прозрачной бумаги с нанесенными на них буквами, цифрами, штриховками и т. д.

### ***11Б. 5. Ссылки на литературу и библиография***

Литературу, использованную в таксономических работах, обычно приводят либо в сносках, либо в скобках в тексте, либо в виде списка в конце книги. Сноски удобны, если цитируется лишь несколько работ и если повторные ссылки на одну и ту же работу не обязательны. Однако, поскольку набор и печатание сносок обходится дорого и может значительно увеличить стоимость публикаций, лучше приводить ссылки в скобках прямо в тексте. Когда ссылки многочисленны, то чаще всего библиографию дают в конце книги. В большинстве случаев эта библиография должна быть как можно короче, и включаемые в нее работы следует тщательно отбирать. Часто ценность библиографии можно значительно увеличить, сопровождая ее краткими комментариями относительно содержания работ. В случае необходимости для полноты библиографии в нее можно включить и непроверенные ссылки, но их следует пометить звездочкой или каким-либо другим значком, обозначающим тот факт, что автор этих работ не видел <sup>1</sup>.

Библиографические справки должны быть полными, т. е. должны содержать фамилию автора, год издания, заглавие статьи или книги, издание, том, страницы и т. д. Ссылки в тексте на библио-

<sup>1</sup> В этих случаях обычно в конце цитаты ставят буквы (N. V.) от лат. "non visum" — «не видел». — *Прим. ред.*

графию можно делать, заключая фамилию автора и год издания (иногда также страницу) в скобки. Две или более ссылки на работы одного автора, опубликованные в одном и том же году, можно отличать, добавляя к году буквы (Смит, 1940а; Смит, 1940b). Ссылаться в тексте на автора и год издания гораздо удобнее, чем на порядковый номер работы в списке литературы, как это иногда делается. Ссылка на номер ничего не говорит о работе, на которую дана ссылка; кроме того, при ссылках на автора и год можно вносить дополнительные ссылки в процессе подготовки рукописи, так как это не требует изменения нумерации всех последующих ссылок.

Термин «библиография» подразумевает полный список литературы по данному вопросу, термин «цитированная литература» указывает на ограниченность числа ссылок и понятен сам по себе.

## ***11В. Форма и стиль таксономической статьи***

Значительная часть научной литературы, за исключением немногих классических работ, довольно недолговечна. Это не относится к таксономии, где до сих пор продолжают обращаться к старым работам, даже вышедшим в 1758 г. и еще раньше (особенно если они содержат новые названия). Таксономист должен стараться, чтобы его работы были достойны подобного долголетия. Для этого необходимо учитывать бесчисленные детали, многие из которых ускользают от внимания начинающего. Имеются различные руководства по подготовке научных статей (Трелиз, 1951; Харт, 1949). Некоторые полезные указания имеются также в приложении Е Международного кодекса (гл. 12). До того как представить рукопись в журнал, следует изучить правила для авторов, которые имеются почти в каждом журнале, и предпочитаемый этим журналом способ цитирования, составления библиографии и т. д.

### ***11В. 1. Заглавие***

Заглавие — это тот компонент статьи, с которого начинается знакомство читателя со статьей, хотя при подготовке статьи заглавие нередко придумывают в самом конце. Ввиду важного значения заглавия для библиографии выбирать его следует очень тщательно. Оно должно быть достаточно длинным, чтобы отражать содержание работы, но и достаточно коротким, чтобы на него было легко ссылаться. Короткие слова следует предпочитать длинным. Заглавие должно содержать ключевые слова, с тем чтобы облегчить работу библиографов по составлению индексов. Это особенно важно сегодня, когда некоторые реферативные издания основывают свою работу исключительно на названиях. Знаков препинания следует избегать, за исключением тех случаев, когда они суще-

ственны для понимания смысла. К числу основных элементов заглавия относятся: 1) ясное указание на рассматриваемую область (систематика, морфология, экология и т. д.); 2) научное название рассматриваемого таксона; 3) указание отряда и семейства либо путем упоминания их научных названий (которые могут быть даны в скобках), либо изредка путем приведения хорошо известного народного названия и 4) указания географической области, фауны или местности. Ниже приведены примеры удачных заглавий.

- «Таксономическая ревизия американских цикадок (Homoptera, Cicadellidae)»
- «Справочный список птиц Алабамы»
- «Географическая изменчивость *Hippodamia convergens* в южной Калифорнии (Coleoptera, Coccinellidae)»
- «Два новых вида лесных крыс (*Neotoma*) из области Скалистых гор»

Ниже приводится несколько примеров неудачных заглавий таксономических статей. Если принять во внимание перечисленные выше принципы, то их недостатки очевидны.

- «Дополнения к фауне Небраски»
- «Исследования моллюсков»
- «Новая *Acanthiza*»
- «Новые Hymenoptera»
- «Заметки о млекопитающих»
- «Западная биота»
- «Поездка в Техас для сбора коллекций»

Даже менее неудачные заглавия, чем эти, могут создать затруднения для составителей каталогов, рефератов, обзоров и для других библиографических работников. Автор не вправе сетовать, что его работа не привлекает внимания, если он опубликовал ее под неполным, двусмысленным или непонятным заглавием.

## **11В. 2. Имя автора**

Фамилия автора следует за заглавием. Проблемы библиографии упрощаются, если автор всегда подписывает свои работы одинаково. Энтомолог Лапорт иногда публиковался под именем «Лапорт», а иногда как «граф де Капельно». Возникшая в результате библиографическая путаница продолжается до сих пор. Женщины-таксономисты, начавшие публиковаться до замужества, часто избегают путаницы, продолжая печататься под своей девичьей фамилией или подписываясь двойным именем, например, «Дороти

МакКи-Фендер». В Америке не принято указывать перед именем автора его звания и степени, хотя они указываются во многих европейских журналах. За именем автора должен следовать его точный почтовый адрес, чтобы облегчить переписку. Адрес можно также дать в конце статьи или в сноске.

Если авторов несколько, порядок расположения их фамилий определяется вкладом, сделанным каждым из них. Если работа распределялась более или менее равномерно, фамилии обычно располагают в алфавитном порядке. Если работа распределялась непропорционально или если имеет место заметная разница в возрасте или в опыте, имя автора, считающегося «старшим автором», ставится первым. Если одни и те же соавторы публикуют в один год по несколько работ, целесообразно менять последовательность имен, чтобы облегчить ссылки.

### **11В. 3. Введение**

В каждой таксономической работе должен быть вводный раздел, в котором определяется круг рассматриваемых в статье вопросов и там, где это уместно, — причины изучения, а также характер исследованного материала. Нередко стоит дать краткий исторический обзор. Эти данные служат для того, чтобы ориентировать случайного читателя или исследователя, впервые приступившего к изучению данной группы, а также для того, чтобы освежить память других специалистов в этой области.

### **11В. 4. Благодарности**

Благодарности можно включить во введение; иногда их помещают в сноске, даваемой при имени автора (такая система принята в «Annals of Entomological Society of America» и в некоторых других журналах, преимущественно таксономических по содержанию). Иногда благодарности помещают перед резюме.

Воздать людям должное — одна из наиболее важных обязанностей исследователя. Благодарность должна быть выражена за все неопубликованные наблюдения, определения и данные, полученные от других лиц. Если цитируются неопубликованные высказывания, их автору следует дать возможность сформулировать их специально для этой цели. Ранее опубликованные данные никогда не следует использовать таким образом, чтобы они выглядели как оригинальные.

Следует выражать благодарность за данные в долг или подаренные экземпляры. Как это сделать — зависит от количества материала, полученного из какого-либо источника, и от общего плана

статьи; даже в сложных случаях всегда можно найти способ принести благодарность.

Следует выразить признательность за фотографии, рисунки или другой иллюстративный материал, данный в долг или подаренный. Следует также воздать должное художникам и фотографам за их работу, независимо от того, были оплачены их услуги или нет. Хорошие рисунки или хорошие фотографии — такой же вклад в науку, как и само описание, причем нередко они значительно более точны и полезны.

Следует в полной мере поблагодарить коллектора, так как в конечном счете именно он, а не составитель описания открыл новый материал.

Следует выразить благодарность за помощь в составлении программы исследования (в том числе научному руководителю или старшему коллеге), а также за помощь при подготовке рукописи (например, критическое чтение). Наконец, следует принести благодарность за финансирование или за такую помощь, как предоставление возможности пользования лабораториями, библиотеками и т. д. Часто такая помощь оказывается главным фактором, определяющим возможность проведения исследования.

### ***11В. 5. Используемые методы и исследованный материал***

В ревизиях или в монографиях желательно указывать использованные методы, а также перечислять коллекции, экземпляры и другие исследованные материалы. Это позволяет читателю оценить сделанные автором выводы и судить о полноте работы. Стандартные методы измерения, монтирования, окрашивания, специального препарирования и т. п. можно просто перечислить, сославшись на соответствующие работы. Только новые методы следует описывать подробно.

### ***11В. 6. Основной текст***

Материал, входящий в основной текст, зависит, конечно, от круга рассматриваемых вопросов и от цели данной работы. Вероятно, достаточно указать, что в полную систематическую работу должно входить:

- 1) определение границ наивысшего рассматриваемого таксона (семейства, трибы и т. д.);
- 2) ключ (или ключи) для всех рассматриваемых промежуточных таксонов (родов);
- 3) синонимы и описания таксонов промежуточного ранга (родов);

- 4) указания типовых видов;
- 5) сравнение с другими родами;
- 6) ключи для определения видов каждого рода;
- 7) синонимы и описания каждого вида;
- 8) указания типовых местностей и местонахождений типов, общего распространения, хозяев и других существенных биологических данных, сравнения с другими видами и т. д. (подробности относительно подготовки описаний и ключей см. 11Б.3).

### ***11В.7. Резюме***

В чисто таксономической работе резюме обычно не обязательно. Если оно необходимо, то оно должно быть кратким, но вместе с тем его не надо писать телеграфным стилем. Лучше всего сформулировать его в виде ряда коротких положений, носящих вполне конкретный характер, а не писать общих фраз, имеющих широкий смысл.

**ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ**  
**ПРИНЦИПЫ**  
**ЗООЛОГИЧЕСКОЙ**  
**НОМЕНКЛАТУРЫ**  
**И ЕЕ ПРИМЕНЕНИЕ**

Глава 12

**ПРАВИЛА**  
**ЗООЛОГИЧЕСКОЙ**  
**НОМЕНКЛАТУРЫ**

Зоолог имеет дело с огромным числом предметов; каждый вид, род и высший таксон представляет собой особый предмет. Зоолог не смог бы говорить и писать об этих предметах, если бы каждый из них не имел отдельного названия. Термин «номенклатура» происходит от латинских слов *popere* (имя) и *calare* (называть) и означает в буквальном смысле «называть по имени». Роль номенклатуры именно в том и состоит, чтобы снабдить ярлыками таксоны всех рангов и тем самым облегчить общение между биологами. Научные названия для видов организмов и для высших таксонов, к которым относят эти виды, образуют систему передачи информации, или язык; они должны отвечать тем же основным требованиям, что и любой другой язык.

Чрезвычайно прискорбно, что некоторые систематики гораздо больше интересуются названиями животных, чем самими животными. Номенклатура—это область, в которой можно что-то делать, даже обладая минимальными познаниями в биологии. В результате это привело к разработке разного рода сложных правил и инструкций, которые нередко даются без ясного понимания лежащих в их основе принципов. Многие ведущие таксономисты, такие, как Хэббс, К. П. Шмидт и Симпсон, призывали систематиков не превращать работу с названиями в игру и всегда помнить, что номенклатура — лишь средство достижения цели, а не сама цель.

Каковы основные требования, предъявляемые к любой системе передачи информации, в том числе и к научной номенклатуре?

Таких требований, конечно, много, но три из них имеют перво-степенное значение.

*Уникальность.* Классификация — это система регистрации, система, облегчающая извлечения информации. Название животного, подобно индексу в картотеке, открывает доступ ко всей имеющейся о данном таксоне информации. Каждое название должно быть уникально, поскольку оно является ключом ко всей литературе, относящейся к этому виду или высшему таксону. Если одному и тому же таксону было дано несколько названий, должен существовать четко определенный способ, при помощи которого можно было бы определить, какое из этих названий действительно. Обычно (но см. 13.1, 13.3) в конфликтных случаях решающим критерием служит приоритет.

*Универсальность.* Обмен научной информацией был бы очень затруднен, если бы животные имели только народные названия; специалисты были бы вынуждены заучивать названия таксонов на множестве различных языков, чтобы иметь возможность общаться друг с другом. Во избежание этого зоологи приняли по международному соглашению единый язык, единый набор названий животных, который должен использоваться во всем мире.

*Стабильность.* Названия как символы для распознавания объектов в значительной степени потеряли бы смысл, если бы их часто и произвольно изменяли. Если бы мы называли некоторый объект сегодня ложкой, а через неделю — яблоком, это безусловно создало бы путаницу. Тем не менее этот основной принцип номенклатуры постоянно нарушается зоологами. За последние 200 лет в зоологической таксономии происходило слишком много изменений названий.

Этим трем основным назначениям системы связи, используемой таксономистами, уделяется особое внимание в преамбуле Кодекса: *«Цель настоящего Кодекса — обеспечить стабильность и универсальность научных названий животных, так чтобы каждое название было единственным и отличным от других. Все его положения служат этой цели».*

В преамбуле подчеркивается еще один чрезвычайно важный принцип, а именно: ни одно из положений Кодекса «не ограничивает свободу мысли или действий в области таксономии». Этот принцип имеет непосредственное отношение к ст. 11, 17, 36, 49, 59b, 64 и 67—69 Кодекса. Это значит, что ни одного таксономиста нельзя принудить принять некоторую частную классификацию, принять ограничение того или иного таксона или руководствоваться в своем первоначальном выборе типа для некоторого таксона какими-либо иными соображениями, кроме чисто зоологических (13.2).

## Международный Кодекс

Действующие правила зоологической номенклатуры содержатся в авторитетном документе, который называется Международным кодексом зоологической номенклатуры. Его самый последний текст, принятый XV Международным зоологическим конгрессом (Лондон), вошел в силу в день его публикации — 6 ноября 1961 г. Несколько незначительных изменений, касающихся ст. 11, 31, 39 и 60, были приняты XVI конгрессом, состоявшимся в Вашингтоне в 1963 г., и включены в издание, опубликованное в 1964 г. Этот Кодекс представляет собой один из этапов той длительной истории, которая частично описана во введении к Кодексу (стр. XVIII—XXXI) и в работе Линсли и Юзингера (1959).

Еще сам Линней создал серию правил номенклатуры, опубликованных в „*Critica botanica*“ (1737) и в „*Philosophia botanica*“ (1751). В течение XIX в. авторитет Линнея несколько поубавился, возникли новые местные традиции номенклатуры, а также вследствие недостаточной связи между таксономистами — целые наборы местных научных названий. Стрикланд в 1842 г. писал:

Если, например, английский зоолог посетит музеи Франции и побеседует с французскими профессорами, он обнаружит, что их *научный* язык почти так же чужд ему, как и их обычный повседневный язык. Почти каждый осмотренный им экземпляр имеет этикетку с неизвестным ему названием, и он чувствует, что лишь длительное пребывание в этой стране может помочь ему ознакомиться с ее наукой. Если он затем едет в Германию или в Россию, он снова оказывается в затруднении; смущенный путаницей, царящей в номенклатуре, он возвращается в отчаянии в свою страну к музеям и книгам, к которым он привык.

Чтобы справиться с этой путаницей, в Англии, Франции, Германии, России и США зоологи и палеонтологи составили формальные правила номенклатуры. Однако самой насущной необходимостью был какой-либо Международный кодекс. Такой Кодекс был в принципе принят на V Международном зоологическом конгрессе (Берлин, 1901), но формально он был выпущен только после VI конгресса (Берн, 1904) в виде *Règles Internationales de la Nomenclature Zoologique* (Париж, 1905 г.)

В некоторые из статей первоначального Кодекса были внесены поправки на позднейших конгрессах в Бостоне (1907 г.), Граце (1910 г.), Монако (1913 г.), Будапеште (1927 г.) и Падуе (1930 г.). Гораздо более значительные изменения обсуждались на трех послевоенных конгрессах, состоявшихся в Париже (1948 г.), Копенгагене (1953 г.) и Лондоне (1958 г.) К этому времени стало очевидно, что необходима коренная редакционная переработка правил. Последовательность статей в старом Кодексе была довольно произвольной, а значительная часть номенклатурных традиций вообще не была в него включена. К тому времени накопилось

также значительное количество прецедентов, о которых сообщалось в печати в *Opinions of the International Commission on Zoological Nomenclature* («Мнения Международной комиссии по зоологической номенклатуре»). Редакционный комитет, возглавляемый Норманом Р. Столлоном, подготовил вариант нового Кодекса в том виде, в каком он был принят предшествующими конгрессами, в частности Лондонским конгрессом.

Новый Кодекс, как и любой документ, созданный человеком, не совершенен. В гл. 13 мы рассмотрим те его аспекты, которые, как нам представляется, все еще требуют усовершенствования. Тем не менее этот Кодекс является документом исключительно ясным и полным. Значительная часть того, что в старых правилах лишь подразумевалось, теперь ясно сформулировано в новом Кодексе. Правила представляют собой свод законов, что заставляет прибегать к точным формулировкам, не сопровождающимся пояснениями. В гл. 13 настоящей книги сделана попытка дать пояснительные комментарии ко всем тем положениям Кодекса, понимание которых подобные пояснения могут облегчить. Некоторые очень ценные пояснения можно также найти в «Проекте Брэдли» („Bradley draft“, *Bulletin of Zoological Nomenclature*, vol. 14, pp. 1—286), послужившем материалом для обсуждения на Лондонском конгрессе. Однако «Проект Брэдли» не имеет официального статуса, и некоторые из его положений были отвергнуты Лондонским конгрессом.

Отношения между Зоологическими конгрессами и Международной комиссией по зоологической номенклатуре часто понимают неверно. Конгресс — законодательный орган, и все положения Кодекса, равно как и Устав комиссии, были приняты на конгрессе путем голосования. Комиссия — это судебный орган, избираемый конгрессом, как предусмотрено Уставом и правилами комиссии (13.59).

### ***Эволюция теории номенклатуры***

Многие положения Кодекса представляют собой некий компромисс между противоречивыми принципами. Такие компромиссы восходят к Линнею, который предложил номенклатуру, включающую, с одной стороны, принципы аристотелевой логики, а с другой — некоторые весьма практические соображения. Другими примерами служат конфликты между стабильностью и приоритетом, между таксономической свободой и строгостью номенклатуры, между установлением типа путем фиксации и путем ограничения. Столь же важны некоторые изменения, происшедшие за последние 150 лет в основных концепциях таксономии. К их числу относятся представления о таксонах как о популяциях, а не как о типах, о природе типа как носителя имени, о статусе инфраподвидовых

названий в иерархии категорий и, наконец, применение к законам номенклатуры некоторых основных правовых принципов, таких, как неправомерность придаления обратной силы законам и стабилизирующий эффект правил ограничения.

Всякий хороший закон — это живой закон. Это относится к Кодексу в такой же мере, как и ко всем другим сводам законов. Международные правила предотвратили возникновение хаоса в наименовании животных и значительно способствовали стандартизации таксономических процедур. Любое изменение этих правил приводит к нарушению порядка и не должно производиться легкомысленно. Однако правила не должны становиться косными и не должны терять контакт с развитием таксономических концепций. Именно правила должны изменяться в соответствии с развитием концепции таксономии, а не наоборот.

Не решена проблема, связанная с тем, что задачи, которые приходится решать при работе с разными таксономическими группами, резко различны. В популярных группах, таких, как птицы или млекопитающие, где сравнительно небольшое число видов упоминается по их научным названиям сотни и тысячи раз в году, задачи номенклатуры совершенно отличны от тех, которые возникают в какой-либо малоисследованной группе членистоногих, которой занимается один-единственный специалист и многие виды которой упоминаются в литературе не чаще, чем раз в 30 или 50 лет. Совершенно разные проблемы встают перед паразитологом, который должен ориентировочно определить принадлежность различных стадий развития паразитов (например, церкарий), даже если их связь с соответствующими взрослыми стадиями может быть окончательно установлена только посредством эксперимента, и перед палеонтологом, которому приходится принимать родовые группы до тех пор, пока истинный таксономический статус объектов, помещенных в эти родовые группы, не будет полностью установлен. Если специалисты по одной группе организмов забывают о нуждах специалистов по другим группам, то это неизбежно ведет к разногласиям и противоречиям.

Ниже приводится текст Международного кодекса зоологической номенклатуры.

**Международный кодекс зоологической номенклатуры,  
принятый XV Международным зоологическим  
конгрессом**

Лондон, июль 1958 г.

*Опубликован в 1961 г. Исправленное издание 1964 г. (исключая  
предисловие, введение, приложения, словарь  
терминов и указатель)*

### **Преамбула**

Международный кодекс зоологической номенклатуры есть свод правил и рекомендаций, утвержденных международными зоологическими конгрессами.

Цель настоящего Кодекса — обеспечить стабильность и универсальность научных названий животных, так чтобы каждое название было единственным и отличным от других. Все его положения служат этой цели, и ни одно не ограничивает свободу мыслей или действий в области таксономии. 1<sup>1</sup>  
2, 43

Приоритет есть основной принцип зоологической номенклатуры. Однако при условиях, оговоренных в Кодексе, применение этого принципа может быть ограничено, чтобы сохранить давно принятое название в его привычном значении. 3,4

Если в каком-либо отдельном случае стабильность номенклатуры находится под угрозой, то строгое применение Кодекса может быть при точно определенных условиях приостановлено Международной комиссией по зоологической номенклатуре. 50,60

### **I. Зоологическая номенклатура**

**Статья 1.** — Зоологическая номенклатура есть система научных названий, прилагаемых к таксономическим единицам (таксонам) животных, известных в природе, как ныне живущих, так и вымерших. Настоящий Кодекс касается названий групп семейства, родовой и видовой (VIII, IX, X; о следах деятельности животных см. статью 16а (VIII)). Названия, данные гипотетическим понятиям, уродливым экземплярам или гибридам как таковым, инфраподвидовым формам как таковым, или названия, предложенные не для таксономического употребления, не рассматриваются. 5  
6, 17  
21, 4

<sup>1</sup> Цифры на полях соответствуют номерам комментариев в гл. 13.

- Статья 2. Независимость зоологической номенклатуры.** — Зоологическая номенклатура независима от других номенклатурных систем в том смысле, что название таксона животных не может быть отвергнуто только потому, что оно идентично названию таксона, не относящегося к животному царству. 5
- (а) **Перемещение таксонов в состав животного царства.** — Если таксон перемещают в состав животного царства, то его название или названия входят в зоологическую номенклатуру с их первоначальными датой и автором.
- (б) **Удаление таксонов из состава животного царства.** — Если таксон удаляют из состава животного царства, то его название или названия продолжают конкурировать в отношении гомонимии с названиями таксонов в животном царстве.
- Рекомендация 2А. Названия, уже используемые вне животного царства.** — Желательно не предлагать для рода животных название, уже используемое для какого-либо рода вне животного царства. 7
- Статья 3. Исходный пункт.** — Десятое издание «Systema Naturae» Линнея определяет начало последовательного всеобщего применения биномиальной номенклатуры в зоологии. Дата 1 января 1758 г. условно принимается в настоящем Кодексе в качестве даты опубликования этого произведения и исходного пункта зоологической номенклатуры. Любая другая работа, опубликованная в 1758 г., должна считаться опубликованной после этого издания. 8, 9
- II. Число слов в зоологических названиях* 10, 14
- Статья 4. Таксоны, ранг которых выше видовой группы.** — Название таксона по рангу выше видовой группы состоит из одного слова (униномиальное). 11
- Статья 5. Вид и подвид.** — Название вида состоит из двух слов (биномен), а название подвида — из трех слов (триномен); в каждом случае первое слово есть родовое название, второе слово — видовое название, а третье слово, если таковое имеется, есть подвидовое название. 11, 12  
13, 14  
40
- Статья 6. Подрод.** — Название подрода в тех случаях, когда оно употребляется в сочетании с родовым и видовым названиями, ставится в круглых скобках между этими названиями; оно не входит в счет слов биномиального названия вида или тринимиального названия подвида. 11

**III. Критерии опубликования**

15

**Статья 7. Применение.** — Положения этой главы применяются к опубликованию не только нового названия, но и всякого другого сообщения, влияющего на номенклатуру.

22

**Статья 8. Что считается опубликованием.** — Чтобы считаться опубликованной в смысле, принятом в настоящем Кодексе, при своем первом появлении работа должна быть

15

- (1) воспроизведена типографской краской на бумаге тем или иным способом, обеспечивающим получение многочисленных тождественных копий;
- (2) выпущена с целью научного, публичного и постоянного пользования;
- (3) доступна путем покупки или бесплатного распространения;
- (4) не должна быть воспроизведена или распространена каким-либо запрещенным способом [ст. 9].

**Рекомендация 8А. Мимеография и аналогичные способы.** — Настоятельно рекомендуется не пользоваться мимеографией, гектографией и аналогичными способами для публикаций, содержащих новое название или данные, влияющие на номенклатуру.

**Статья 9. Что не считается опубликованием.** — Ни одно из следующих действий не составляет опубликования в смысле, принятом в настоящем Кодексе:

15

- (1) распространение микрофильмов, или микроснимков, или материалов, воспроизведенных подобными способами;
- (2) распространение среди коллег или ученых заметки, даже напечатанной, в объяснение прилагаемых к ней иллюстраций;
- (3) распространение корректур;
- (4) упоминание на научном или ином заседании;
- (5) этикетирование экземпляра в коллекции;
- (6) представление документации на хранение в библиотеку;
- (7) анонимная публикация (после 1950 г.).

**IV. Критерии пригодности**

**Статья 10. Когда название таксона становится пригодным.** — Название таксона становится пригодным и получает дату опубликования и фамилию автора лишь тогда, когда оно удовлетворяет положениям статьи 11; кроме того, названия, опубликованные после определенных дат, должны удовлетворять также условиям статей 12, 13, 14 и 15.

16

17

- (а) **Прерванное опубликование.** — Если опубликование данных, относящихся к новому номинальному таксону, прерывается и позднее возобновляется, то название становится пригодным лишь тогда, когда оно удовлетворяет всем соответствующим положениям.

**Рекомендация 10А. Раздельное описание.** — Редакторы должны не допускать, чтобы описание нового таксона по рангу ниже группы семейства было так разделено, что его отдельные части появлялись бы в разное время.

- (b) **Инфраподвидовые названия.** — Название, сначала установленное с инфраподвидовым рангом, становится пригодным, если данный таксон возводится в ранг видовой группы; оно получает дату и фамилию автора этого изменения. 41

**Статья 11. Общие требования.** — Чтобы стать пригодным, название должно удовлетворять следующим положениям:

- (а) **Опубликование и дата.** — Оно должно быть опубликовано после 1757 г. в значении, принятом в главе III. 22

- (b) **Язык.** — Название должно быть или латинским, или латинизованным, или, если это произвольная комбинация букв, должно быть составлено так, чтобы с ним можно было поступать, как с латинским словом [VII]. 28

(I) В зоологических названиях можно пользоваться буквами „j“, „k“, „w“ и „y“, более обычными в современной научной латыни.

- (с) **Биномиальная номенклатура.** — В работе, в которой опубликовано название, автор должен последовательно придерживаться правил биномиальной номенклатуры [II]. 11

(I) Униномиальные названия родовой группы, опубликованные до 1931 г. без относящихся к ним номинальных видов, считаются соответствующими правилам биномиальной номенклатуры, если нет доказательств обратного.

(II) Названия, опубликованные до 1931 г. в указателях к работам, если они удовлетворяют соответствующим положениям настоящей статьи и статей 4, 5 и 6, могут быть пригодными даже в том случае, если в тексте своей работы данный автор не пользовался биноми-

нальной номенклатурой, но дал четкую библиографическую ссылку на описание, указание или изображение данного животного или, в случае названия группы семейства, если оно основано на включенном в эту группу номинальном роде [ст. 16а (II)].

- (d) **Опубликование в синонимике.** — Название, опубликованное впервые в качестве синонима, не становится пригодным, если только до 1961 г. оно не считалось пригодным названием со своими первоначальными датой и автором и не принималось в качестве названия таксона или не употреблялось в качестве старшего гомонима. 18  
2
- (e) **Названия группы семейства.** — Публикуемое впервые название группы семейства должно быть основано на действительном (валидном) в это время названии входящего в ее состав рода и должно быть существительным в именительном падеже множественного числа. 33
- (I) Это название должно быть использовано определенно для обозначения надродового таксона, а не просто как существительное или прилагательное множественного числа для обозначения представителей рода.
- (II) Название группы семейства с неправильными суффиксом и окончанием пригодно с его первоначальными датой и автором, но в должным образом исправленной форме [ст. 29].

**Пример.** — Латрейль (Latreille) [1802—1803] предложил семейство Tipulagiae, основанное на *Tipula* Linnaeus, 1758. Это название должно быть исправлено на Tipulidae и приписано Латрейлю [1802—1803], а не автору, впервые исправившему написание.

- (III) Название группы семейства, опубликованное до 1900 г. в соответствии с вышеприведенными положениями этого параграфа, но не полностью латинизованное, пригодно с его первоначальными датой и автором при условии, что оно было латинизовано последующими авторами и что зоологи, интересующиеся соответствующей группой, принимали это название как датированное временем его первого опубликования в нелатинизованной форме.

**Пример.** — Название семейства Tetranychidae обычно приписывается Дюнадьё (Dunaudieu, 1875), который опубликовал его как „Tétranychides“. Поскольку имя этого автора и эта дата общеприняты, надо следовать установившейся практике, а не приписывать название семейства Мёррэю (Murray, 1877), который первый его латинизировал.

(f) **Названия родовой группы.** — Название родовой группы должно быть существительным в именительном падеже единственного числа или рассматриваться как таковое. 38

(g) **Названия видовой группы.** —

(I) Название видовой группы должно быть простым словом, состоящим более чем из одной буквы, или сложным словом и должно быть одной из следующих форм (или рассматриваться как таковая): 40

(1) прилагательным в именительном падеже единственного числа, согласованным в грамматическом роде с родовым названием (например, *Felis marmorata*), или

(2) существительным в именительном падеже единственного числа в приложении к родовому названию (например, *Felis leo*), или

(3) существительным в родительном падеже (например, *rosae*, *sturionis*, *thermopylarum*, *galliae*, *sanctipauli*, *sanctae-helenae*, *cuvieri*, *merianae*, *smithorum*), или

(4) прилагательным, употребляемым как существительное в родительном падеже и образованным от видового названия организма, с которым соответствующее животное связано (например, *Lernaea luscii*, веслоногий рачок, паразитирующий на *Gadus luscus*).

(II) Название видовой группы должно быть опубликовано в сочетании с названием родовой группы, но последнее не обязательно должно быть действительным или даже пригодным.

(III) Название видовой группы не должно состоять из слов, связанных союзом, или включать знак, который не может быть произнесен по-латыни.

**Пример.** — Выражения, подобные *rudis planusque* и *?-album*, недопустимы в качестве видовых названий.

**Статья 12. Названия, опубликованные до 1931 г.** — Название, опубликованное до 1931 г., должно удовлетворять по- 16

ложениям статьи 11 и, кроме того, должно сопровождаться описанием, диагнозом или указанием [ст. 16].

### Статья 13. Названия, опубликованные после 1930 г. —

- (а) **Названия вообще.** — Название, опубликованное после 1930 г., должно удовлетворять положениям статьи 11 и, кроме того, должно или
- |  |             |
|--|-------------|
| (I) сопровождаться описанием, цель которого выделить признаки, отличающие данный таксон, или | 19,38<br>40 |
| (II) сопровождаться точной библиографической ссылкой на такое описание, или                  | 47          |
| (III) быть предложено специально в замену существующего пригодного названия.                 | 47          |
- (б) **Название родовой группы.** — Название родовой группы, опубликованное после 1930 г., должно удовлетворять положениям параграфа (а) настоящей статьи и, кроме того, сопровождаться точной фиксацией типового вида [ст. 68].
- |  |          |
|--|----------|
| (I) Положения настоящего параграфа не распространяются на названия сборных групп [ст. 66]. | 38<br>52 |
|--|----------|

**Статья 14. Названия, опубликованные после 1950 г.** — Новое название, опубликованное после 1950 г. анонимно, не считается пригодным.

**Статья 15. Названия, опубликованные после 1960 г.** — Новое название, после 1960 г. предложенное условно или предложенное определено в качестве названия «вариетета» или «формы» [ст. 45e], не считается пригодным. 20

### Статья 16. Указания. —

- (а) **Что считается указанием.** — Слово «указание», как оно понимается в настоящей главе, применяется лишь к следующему:
- |  |  |
|--|--|
| (I) библиографическая ссылка на ранее опубликованное описание, диагноз или изображение;                                |  |
| (II) включение названия в указатель к работе при условии, что удовлетворены положения статьи 11 с (II);                |  |
| (III) замена новым названием ранее установленного названия;  |  |
| (IV) образование нового названия группы семейства от основы названия рода, который тем самым становится типовым родом; |  |

- (V) упоминание одного или нескольких пригодных видовых названий в сочетании с новым названием родовой группы;
  - (VI) одно объединенное описание нового номинального рода и нового номинального вида, что обеспечивает указаниями каждое из этих двух названий;
  - (VII) опубликование нового названия родовой или видовой группы в связи с иллюстрацией;
  - (VIII) описание следов деятельности животного, даже если оно не сопровождается описанием самого животного. 27
- (b) **Что не считается указанием.** — Не считается «указанием» в смысле, принятом в настоящей главе: 20
- (I) упоминание народного названия, типового местонахождения, геологического горизонта, вида — хозяина паразита, или этикетки, или экземпляра в коллекции;
  - (II) упоминание названия в синонимике [но см. ст. 11d].

**Статья 17. Условия, не препятствующие пригодности.** — Название пригодно или остается пригодным даже тогда, когда

- (1) оно становится младшим синонимом; такое название может быть снова использовано, если синонимия будет признана ошибочной или если старший синоним окажется недействительным (невалидным) или непригодным, или 2, 18
- (2) окажется, что название видовой группы в первоописании относится более чем к одной таксономической единице, или к частям животных, принадлежащих более чем к одному таксону, или к животному или животным, позднее оказавшимся гибридами, или 21
- (3) окажется, что название родовой группы, с которым название видовой группы было сначала объединено, недействительно (невалидно) или непригодно, или
- (4) оно основано только на какой-либо части животного, на представителе одного пола, на какой-либо стадии жизненного цикла, на одном из нескольких несхожих поколений или на одной форме полиморфного вида, или
- (5) оно было первоначально предложено для организма, теперь, но не тогда считаемого животным, или

- (6) его написание не соответствует какому-либо из положений главы VII; в этом случае оно должно быть исправлено и исправленное написание считается пригодным [ст. 32с], или
- (7) до 1951 г. оно было опубликовано анонимно, или
- (8) до 1961 г. оно было опубликовано условно, или
- (9) до 1961 г. оно было предложено как название «варьетета» или «формы».

### Статья 18. Недопустимые причины отвержения. —

- (а) **Несоответствие.** — Название родовой или видовой группы, однажды установленное, не может быть впоследствии отвергнуто, даже его автором, на основании его несоответствия.

**Примеры.** — Такие названия, как *Polyodon*, *Apus*, *sinensis* и т. д., однажды опубликованные, не могут быть отвергнуты под тем предлогом, что они обозначают признак или распространение, несвойственные данному животному.

- (b) **Тавтонимия.** — Название не может быть отвергнуто по причине тавтонимии, то есть потому, что название или названия видовой группы тождественны родовому названию.

**Примеры.** — *Bison bison*; *Apus apus apus*.

**Статья 19. Статус поправок и ошибок.** — В смысле, принятом в Кодексе, название с оправданной или неоправданной поправкой считается пригодным, тогда как неправильное написание как в первоначальной, так и в последующей публикации не имеет статуса в номенклатуре и не считается пригодным названием [ст. 32с, 33].

**Статья 20. Названия родовой группы, оканчивающиеся на *-ites*, *-ytes* или *-ithes*, данные ископаемым.** — Если существующее название родовой группы было изменено подстановкой *-ites*, *-ytes* или *-ithes* вместо его первоначального окончания, то такое видоизмененное название, если оно применяется только к ископаемым животным, не считается пригодным, за исключением случаев гомонимии [ст. 56b], при условии, что не было явного намерения установить самостоятельный род или подрод.

**Пример.** — Родовые названия *Pectinites* и *Tellinites* Schlotheim, 1813, употреблявшиеся для обозначения ископаемых раковин, которые считались относящимися к ныне живущим родам *Pecten* Müller, 1776, и *Tellina* Linnaeus, 1758, пригодны только по отношению к закону гомонимии.

**V. Дата опубликования**

**Статья 21. Интерпретация даты.** — Дата опубликования работы и приведенных в ней названий или данных, влияющих на номенклатуру, должна интерпретироваться в соответствии с положениями настоящей статьи.

22

- (а) **Дата указана.** — Дата опубликования, указанная в работе, признается правильной при отсутствии доказательств обратного.
- (б) **Дата неполная.** — Если дата опубликования указана не полностью, то ею должен считаться первый доказуемый день, а при отсутствии таких доказательств
  - (I) последний день указанного месяца, если указаны только месяц и год, но не день,
  - (II) последний день года, если указан только год.
- (с) **Дата неверна.** — Если дата опубликования, указанная в работе, оказывается неверной, то должна быть принята самая ранняя доказуемая дата.
- (d) **Даты работы, выпущенной частями.** — Если части работы были выпущены в разные дни, то считается, что каждая из них имеет свою отдельную дату.
- (е) **Ряд дат.** — Если указанные в работе даты опубликования ограничивают определенный период времени, то такая работа должна быть датирована последним днем этого периода; однако если доказано, что одна или несколько частей были выпущены ранее этого дня, то она (или они) должна датироваться самым ранним доказуемым днем.
- (f) **Дата не указана.** — При отсутствии указаний даты опубликования в самой работе нужно принять для всей работы или для ее частей самую раннюю дату, доказуемую косвенными данными, например упоминанием в другой работе.

**Рекомендация 21А. Обязанности редакторов, издателей и авторов.** — Редакторы и издатели не должны допускать в обращение экземпляры работы или ее частей ранее указанной в них даты опубликования. Авторам не следует распространять отдельные оттиски ранее этой даты.

**Рекомендация 21В. Датировка публикаций.** — Редакторам и издателям необходимо обозначать точные даты выпуска каждой составной части серийного издания или работы, выпускаемой частями. В законченном томе, содержащем части, выпущенные по отдельности, должны быть точно указаны дни опубликования каждой части и точно перечислены страницы, таблицы, карты и т. д., входящие в состав каждой части.

**Рекомендация 21С. Обязанности библиотечарей.** — Из работ по зоологии библиотечарям не следует изымать обложки со сведениями относительно даты опубликования и содержания работы или ее частей или времени их поступления в библиотеку.

**Рекомендация 21D. Данные на отдельных и предварительных оттисках.** — Отдельные оттиски должны содержать данные, достаточные для полного цитирования, включая пагинацию и дату опубликования, тождественные с пагинацией и датой издания, из которого они извлечены. Оттиски, опубликованные до выпуска тиража издания, должны быть обозначены как предварительные.

**Статья 22. Приведение даты.** — Дата опубликования названия, если она приводится, ставится за фамилией автора и отделяется от нее запятой.

**Рекомендация 22A. Способ приведения даты.** — Автору, приводящему дату опубликования названия,

- (1) не следует заключать в круглые или квадратные скобки дату опубликования, если в работе, содержащей это название, она указана;
- (2) следует заключать дату или часть ее в круглые скобки, если она устанавливается по данным, имеющимся в соответствующем томе, но иначе, чем в (1);
- (3) следует заключать дату или часть ее в квадратные скобки, если она устанавливается только по косвенным данным.

**Рекомендация 22B. Дата в измененном сочетании.** — Если первоначальная дата опубликования приводится для названия видовой группы в измененном сочетании с родовым названием, то она должна заключаться в круглые скобки вместе с фамилией автора названия, отделяясь от последней запятой [ст. 51d].

**Пример.** — *Arion ater* (Linnaeus, 1758).

## VI. Действительность (валидность) названий

**Статья 23. Закон приоритета.** — Действительным (валидным) названием таксона считается старейшее из данных ему пригодных названий [с учетом положений параграфов (d) (1) и (e) настоящей статьи] при условии, что это название не является недействительным (невалидным) согласно какому-либо из положений Кодекса или не было изъято из употребления Комиссией.

3  
23

- (a) **Исключения.** — Название, не являющееся старейшим пригодным названием, тем не менее считается действительным (валидным) названием данного таксона,
  - (I) если оно сохраняется согласно параграфу (b) настоящей статьи или
  - (II) если Комиссия специально объявила его действительным (валидным).

- (b) **Ограничение.** — Название, не употреблявшееся в качестве старшего синонима в основной зоологической литературе более пятидесяти лет, должно считаться забытым названием (*nomem oblitum*).

1  
24

- (I) Зоолог, обнаруживший после 1960 г. такое название, должен сообщить о нем Комиссии для внесения его в соответствующий Официальный указатель отвергнутых названий (Official Index of Rejected Names) или в соответствующий Официальный список (Official List), если последнее может лучше содействовать стабильности и универсальности номенклатуры. 63.
- (II) Забытое название (*nomen oblitum*) не должно употребляться без специального постановления Комиссии.
- (III) Настоящее положение не исключает обращения в Комиссию с просьбой о сохранении важных в прикладной зоологии названий, время общепринятого употребления которых было меньше пятидесяти лет.
- (c) **Изменение ранга.** — На приоритет названия таксона группы семейства, родовой или видовой групп не влияет повышение или понижение ранга этого таксона в пределах данной группы. 35
- (d) **Названия группы семейства.** — 33
- (I) Таксону группы семейства, образованному путем объединения двух или нескольких таксонов этой группы, дается старейшее из действительных (валидных) названий вошедших в него таксонов группы семейства с изменением суффикса и окончания, если это потребуется. 25
- (II) Если зоолог заметит, что строгое применение закона приоритета к двум или нескольким синонимичным названиям группы семейства противоречит общепринятому употреблению, то он должен просить Комиссию принять решение, какое из этих названий следует внести в Официальный список названий группы семейства в зоологии (Official List of Family-Group Names in Zoology). 1  
63
- (e) **Названия родовой и видовой групп.** —
- (I) Таксону родовой группы, образованному путем объединения двух или нескольких таксонов родовой группы, дается старейшее из действительных (валидных) названий вошедших в него таксонов. 25

**Пример.** — Действительным (валидным) названием рода, образованного путем объединения рода *A-us*, 1850, и подрода *B-us*, 1800, должно быть *B-us*, 1800.

- (II) Таксону видовой группы, образованному путем объединения двух или нескольких таксонов видовой группы, дается старейшее из действительных (валидных) названий вошедших в него таксонов. 40
- (III) Если название рода или вида, включающего соподчиненные таксоны, оказывается недействительным (невалидным) или непригодным, то оно должно быть заменено следующим старейшим действительным (валидным) названием из числа включенных в него равнозначных таксонов, в том числе и синонимов. 23

**Пример.** — Род *A-us*, 1850, содержит подроды *A-us*, 1850, *C-us*, 1900, и *D-us*, 1860. Если название *A-us* оказывается гономимом, то оно заменяется в качестве названия рода следующим старейшим действительным (валидным) названием *D-us*, 1860.

- (f) **Написание.** — О применении закона приоритета к написанию названий см. главу VII.

**Статья 24. Интерпретация понятия «старейшее название».** 23

- (a) **Названия, опубликованные одновременно.** — Если в одной и той же или в разных работах одновременно опубликовано более одного названия для одного таксона или тождественные названия для разных таксонов, то их относительный приоритет определяется первым ревизующим. 26

- (I) Выражение «первый ревизующий» должно пониматься в строгом смысле. В случае синонимов автор должен привести два или несколько таких названий, четко показать, что он считает их относящимися к одной и той же таксономической единице, и выбрать одно из них в качестве названия этого таксона. 4

**Рекомендация 24А. Действие первого ревизующего.** — Действуя в качестве первого ревизующего в смысле, принятом в этом параграфе, зоологу следует выбрать то название, которое лучше всего обеспечивает стабильность и универсальность номенклатуры. Если ни одно из этих названий не дает такого преимущества и не оказывается особенно подходящим, то следует выбрать название, упомянутое первым в данной работе. 4  
26

- (b) **Названия, основанные на какой-либо части или какой-либо форме животного или на следах его деятельности.** — Закон приоритета применяется,  
(I) когда какая-либо часть животного названа раньше целого животного, или

- (II) когда оба пола, два или несколько поколений, форм или стадий какого-либо вида названы в качестве отдельных таксонов, или
- (III) когда (до 1931 г.) название, основанное на следах деятельности животного, дано раньше названия, основанного на самом животном. 27

### VII. Образование и исправление названий

**Статья 25. Образование названий.** — При образовании зоологических названий должно следовать положениям статей 26—30. 28

**Рекомендация 25А. Транслитерация и латинизация.** — Ради универсальности номенклатуры при образовании новых названий следует обращаться к приложениям В—D, чтобы обеспечить правильную транслитерацию и латинизацию.

**Статья 26. Составные названия.** —

- (а) **Допустимые сложные слова.** — Если название, основанное на сложном слове, опубликовано в виде двух отдельных слов в работе, автор которой должным образом применял правила биномиальной номенклатуры, то составляющие его слова должны писаться слитно без дефиса, и с этим названием следует поступать так, как если бы оно с самого начала было опубликовано в таком виде. [О том, как поступать с составными названиями, написанными через дефис, см. статью 32с (I).] 28

**Примеры.** — *Coluber novae hispaniae* Gmelin исправляется на *Coluber novaehispaniae*, *Calliphora terrae novae* Macquart — на *Calliphora terrae-novae*, а *Cynips quercus phellos* Osten Sacken, основанное на биномиальном названии вида-хозяина, — на *Cynips quercusphellos*.

- (b) **Числительные в составных названиях.** — Число, или порядковое числительное, или наречие, составляющие часть составного названия, должны писаться полным словом и слитно с остальной частью названия (например, *decemlineata*, а не *10-lineata*).
- (c) **Латинские буквы в составных названиях.** — Если первый член составного названия видовой группы представлен латинской буквой, изображающей какой-либо признак таксона, то этот член соединяется с остальной частью названия через дефис (например, *c-album*).

**Статья 27. Диакритические и другие знаки.** — Диакритические знаки, апостроф или диэреза (трéма) не должны употребляться в зоологических названиях; дефис можно употреблять только в случаях, оговоренных в статье 26с. 29

**Статья 28. Начальные буквы названий.** — Названия группы семейства и родовой группы должны печататься с прописной буквы, а названия видовой группы — со строчной.

**Статья 29. Образование названий группы семейства.** — Название группы семейства образуется путем прибавления к основе [см. Словарь терминов] названия типового рода суффиксов и окончаний *-idae* для семейства и *-inae* для подсемейства [см. приложение D, табл. 2, часть A]. 30

**Рекомендация 29А. Надсемейства и трибы.** — Рекомендуется принять суффиксы и окончания *-oidea* для названий надсемейств и *-ini* для названий триб.

(а) **Родовое название заимствовано из классических языков.** — Если название типового рода выражено греческим или латинским словом, или оканчивается таким словом, или имеет греческие или латинские суффикс и окончание, то основу находят, отбрасывая окончание родительного падежа единственного числа (см. приложение D VII). 30  
9

(I) В тех случаях, когда в настоящем Кодексе употребляется слово «латинский», то под ним подразумеваются классическая, средневековая и новая латынь, тогда как слово «греческий» относится только к древнегреческому языку [см. также статью 11b (I)].

(b) **Родовое название, заимствованное не из классических языков.** — Если название типового рода выражено не греческим или латинским словом и не оканчивается таким словом или представляет собой произвольное сочетание букв, то основа определяется тем зоологом, который первым опубликует название группы семейства, основанное на этом номинальном роде (см. приложение D VII).

(c) **Родовое название, латинизованное с греческого.** — Если название типового рода выражено греческим словом, латинизованным с изменением окончания, или оканчивается таким словом, то за его основу принимается основа, свойственная латинизованной форме.

**Пример.** — Для названия *Leptocerus*, вторая часть которого происходит от *keras*, при образовании названия группы семейства основой считается *Leptocer-*, а не *Leptocerat-*.

**Статья 30. Согласование в грамматическом роде.** — Название видовой группы, выраженное прилагательным в именительном падеже единственного числа, должно согласовываться в грамматическом роде с родовым названием, с которым оно в данное время сочетается, а при перенесении в другой род его окончание должно в случае необходимости изменяться. Грамматический род названия родовой группы определяется следующими положениями.

31

(а) **Названия родовой группы, выраженные греческим или латинским словом, или оканчивающиеся таким словом, или несущие греческие либо латинские суффикс и окончание.**

(I) Название родовой группы, выраженное греческим или латинским словом или оканчивающееся таким словом, получает род, указанный для этого слова в обычных греческих или латинских словарях, если только Комиссия не постановит иначе.

**Примеры.** — Существительные греческого языка, транслитерированные без изменений на латинский язык и образующие название или часть его, например *Hoplites*, от ὀπλίτης, — мужского рода; *Ichthyornis*, оканчивающееся на ὄρνις, — мужского рода; *Wattonithyrus*, оканчивающееся на θύρις, — женского рода. Названия, оканчивающиеся на *-ops*, если это окончание происходит от греческого ὄψ [«голос» или, редко, «лицо»; но см. параграф (2) ниже], *-opsis* (ὄψις), *-gaster* (γαστήρ), *-caris* (χάρις) или *-lepis* (λεπίς), — женского рода. *Tuba*, от латинского *tuba*, — женского рода. Названия, оканчивающиеся в некоторых существительных латинского языка на *-us*, — женского рода (например, *-alvus*, *-humus*, *-vannus*, *-fraus*, *-laus*, *-acus*, *-colus*, *-domus*, *-tellus*). Названия, оканчивающиеся на *-ceras* (κέρας), *-soma* (σῶμα), *-stigma* (στίγμα) или *-stoma* (στόμα), — среднего рода.

- (1) Название должно рассматриваться как греческое или латинское слово того же написания, если только автор данного названия не утверждает обратного.
- (2) С существительным, употребляющимся и в мужском, и в женском роде, следует обращаться как с существительным мужского рода, если только автор названия при его первом опубликовании не указал, что оно женского рода, или не обращался с ним как с таковым в сочетании с видовым названием, выраженным в форме прилагательного.

**Примеры.** — Сложные существительные латинского языка, оканчивающиеся на *-cola*, вроде *Sylvicola*, рассматриваются как существительные мужского рода. Названия, оканчивающиеся на *-ops*, производные от греческого слова ὤψ («лицо» или «глаз»), род которого по нормам классических языков мужской, должны рассматриваться как слова мужского рода, если автор названия не утверждал обратного или если при отсутствии такого утверждения зоологи обычно не обращались с ними как со словами женского рода. [О названиях, производных от ὤψ, см. выше пример в параграфе (1).]

- (3) Если название родовой группы выражено греческим словом, латинизованным с изменением окончания, то оно принимает грамматический род, соответствующий этому окончанию.

31

**Примеры.** — Названия, оканчивающиеся на *-us* за счет латинизации греческих окончаний *-os* (мужской или женский род), *-a* (а, средний род) или *-ou* (оп, средний род), относятся к мужскому роду, например *-echinus* (ἔχινος, echinos), *-cephalus* (κεφαλή, kephale), *-crinus* (κρίνον, kripnon), *-stomus* (στόμα, stoma), *-soma* (σῶμα, soma), *-cheilus* (и *-chilus*) (χεῖλος, cheilos), *-gnathus* (γνάθος, gnathos), *-rhamphus* (ῥαμφός, rhamphos), *-rhynchus* (ῥινχός, rhynchos) или *-stethus* (στήθος, stethos). Названия, оканчивающиеся на *-cera* (κέρας, keras) или *-metopa* (μετόπον, metopon), относятся к женскому роду.

- (4) Если название родовой группы выражено латинским словом, окончание которого было изменено, то оно принимает род, соответствующий новому окончанию.

**Пример.** — *Dendrocygna* — слово женского рода, хотя отчасти оно образовано из *cygnus*, слова мужского рода.

- (II) Название родовой группы, имеющее латинские или греческие суффикс и окончание или оканчивающееся буквой или буквами, рассматриваемыми в качестве таковых, получает грамматический род, соответствующий этому окончанию.

**Примеры.** — Названия, оканчивающиеся на *-ides*, *-istes*, *-ites*, *-odes* или *-oides*, относятся к мужскому роду; такие названия, как *Scatella* и *Oculina*, — к женскому, сообразно с окончанием, хотя произведены они соответственно от греческого существительного среднего рода οὐδρ, οὐδρος и латинского существительного мужского рода *oculus*. Название, основанное на слове, заимствованном не из классического языка, или на произвольном сочетании букв с прибавлением греческих или латинских суффикса и окончания, принимает грамматический род, соответствующий этому окончанию: например, *Buchia* (от von Buch), *Cummingella* (от Cumming), *Velletia* (от Vellet), *Dafila* и анаграмма *Solubea* — все относятся к женскому роду, тогда как анаграмма *Daption* — к среднему.

**(b) Названия родовой группы, полностью заимствованные не из классических языков.**

- (I) Название родовой группы, точно воспроизводящее слово какого-либо современного индоевропейского языка, имеющего грамматические роды, принимает грамматический род этого слова.

**Пример.** — *Pfrille*, от немецкого „die Pfrille“, относится к женскому роду.

- (II) Название родовой группы, образованное от слова, не заимствованного из греческого, или латинского, или какого-либо современного индоевропейского языка, или представляющее собой произвольное сочетание букв, принимает грамматический род, специально присвоенный ему его автором или определяемый по первоначальному сочетанию с названием видовой группы. Если грамматический род не был обозначен и не подразумевался, то название должно рассматриваться как имеющее мужской род, если только его окончание не имеет формы обычного для классических языков окончания женского или среднего рода; в этом случае грамматический род должен соответствовать данному окончанию [ст. 30а (II)].

**Примеры.** — *Dacelo* (анаграмма из *Alcedo*) — женского рода, как принято его автором, но *Vanikoro*, *Gekko*, *Abudejduj* и анаграмма *Milax* относятся к мужскому роду.

**Рекомендация 31А<sup>46</sup>.** Названия видовой группы, образованные от современных имен и фамилий. — Названию видовой группы, если это существительное, образованное от современного имени или фамилии, следует придавать окончание *-i*, если имя (фамилия) принадлежит мужчине, *-ogit*, если оно принадлежит мужчинам или мужчине (мужчинам) и женщине (женщинам) вместе, *-ae*, если оно принадлежит женщине, и *-agit*, если оно принадлежит женщинам [см. ст. 11g (I) (3) и приложение DIII].

40

**Статья 32. Первоначальное написание. —**

32

- (а) **Правильное первоначальное написание.** — Первоначальное название сохраняется в качестве «правильного первоначального написания», если только

40

<sup>46</sup> Эта рекомендация заменяет статью 31, изъятую XVI Международным зоологическим конгрессом 1963 г.

- (I) оно не противоречит какому-либо обязательному положению статей 26—30, или
- (II) в первоначальной публикации не имеется очевидной непреднамеренной ошибки наподобие *lapsus salati* (описки), ошибки переписчика или опечатки (не должны считаться непреднамеренными ошибками неверная транслитерация, неправильная латинизация и употребление несоответствующей соединительной гласной), или
- (III) в названии группы семейства не было произведено необходимое исправление окончания (иное, чем вызванное изменением ранга таксона) или оправданная поправка [ст. 33a] в основе названия типового рода. 32
- (b) **Расхождения в первоначальных написаниях.** — Если в первоначальной публикации названия имелось несколько разных написаний одного и того же названия, то в качестве правильного первоначального написания должно быть признано написание, принятое первым ревизующим, если только принятое написание не требует поправки согласно положениям статей 26—30. 4
- (c) **Неправильное первоначальное написание.** — Первоначальное написание, которое не удовлетворяет положениям статей 26—30, или в котором допущена непреднамеренная ошибка [ст. 32a (II)], или которое является одним из нескольких написаний, не принятых первым ревизующим [ст. 32b], есть «неправильное первоначальное написание» и должно быть в каждом случае исправлено; неправильное написание не имеет отдельного статуса в номенклатуре и, следовательно, не входит в гомонию и не может употребляться в качестве замещающего названия. 32
- (I) Названия, опубликованные с диакритическим знаком, апострофом, диэрезой или дефисом, должны быть исправлены путем опускания этих знаков, а отдельные части должны писаться слитно, исключая указанный выше случай употребления дефиса [ст. 26c] и немецкие слова, в которых знак Umlaut опускается у гласной, а после этой гласной вставляется буква «е». 29

**Примеры.** — Название *terrae-novae* исправляется на *terraenovae*, *d'urvillei* — на *durvillei*, *niñezi* — на *nunezi*; однако *mülleri* пишется *muel-leri* и не считается гомонимом *mulleri* [ст. 57d].

### Статья 33. Последующее написание. —

32

(а) **Поправки.** — Всякое явно преднамеренное изменение первоначального написания есть «поправка».

(I) «Оправданной поправкой» считается исправление неправильного первоначального написания, и такое исправленное название получает дату и автора первоначального написания.

(II) Всякая другая поправка есть «неоправданная поправка»; такое исправленное название имеет статус в номенклатуре со своими собственными датой и автором и считается младшим объективным синонимом исходного названия в его первоначальном написании.

(b) **Неправильные последующие написания.** — Всякое изменение в написании названия, кроме поправки, есть «неправильное последующее написание»; оно не имеет статуса в номенклатуре и поэтому не входит в гомонию и не может быть употреблено в качестве заменяющего названия.

32  
9

### Статья 34. Суффиксы и окончания. —

(а) **В названиях группы семейства.** — В названиях группы семейства суффикс и окончание должны быть изменены, когда таксон повышается или понижается в ранге.

(b) **В названиях видовой группы.** — В названиях видовой группы окончание должно быть изменено в случае надобности для согласования в грамматическом роде с родовым названием, с которым название видовой группы в данное время сочетается [ст. 30].

40

## VIII. Таксоны группы семейства и их названия

33

### Статья 35. Категории и их названия. —

(а) **Включаемые категории.** — Группа семейства включает следующие категории: трибу, подсемейство, семейство и надсемейство и любые требующиеся дополнительные категории.

- (b) **Основа.** — Каждый таксон группы семейства определяется ссылкой на его типовой род [см. XIII, XIV].
- (c) **Названия.** — Название группы семейства должно быть образовано согласно соответствующим положениям статьи 29.

**Статья 36. Равнозначность категорий.** — Все категории группы семейства имеют равнозначный статус в номенклатуре, то есть они подчиняются одним и тем же правилам и рекомендациям, и название, установленное для таксона любой категории в пределах группы и основанное на данном типовом роде, тем самым пригодно со своими первоначальными датой и автором для всякого таксона, основанного на том же самом типовом роде в каждой из остальных категорий, с соответствующим изменением окончания. 35  
2

**Пример.** — Появление названия *Hesperiidae* Latreille, 1809 (предложенного как *Hesperides*), образованного от *Hesperia* Fabricius, 1793, делает с 1809 г. пригодным название надсемейства *Hesperioidea* и название подсемейства *Hesperiinae*, хотя первое и было впервые употреблено Комстоками (Comstock J. H. and A. V., 1904), а второе — Уотсоном (Watson, 1893).

**Статья 37. Соподчиненные таксоны.** — Если таксон группы семейства разделен на соподчиненные таксоны, то тот из них, в состав которого входит типовой род, несет то же название, что и разделенный таксон, но с соответственно измененным окончанием. Такой таксон называется номинативным подчиненным таксоном (например, номинативное подсемейство, номинативная триба). 25,36

**Пример.** — Номинальное семейство *Tipulidae* (типовой род *Tipula* Linnaeus, 1758) разделено на ряд подсемейств, каждое из которых названо по своему собственному типовому роду. Подсемейство *Tipulinae*, включающее род *Tipula*, считается номинативным подсемейством семейства *Tipulidae*. 35

**Статья 38. Гомонимия названий группы семейства.** — См. статью 55. 37

**Статья 39. Гомонимия типового рода.** — Название таксона группы семейства недействительно (невалидно), если название его типового рода — младший гомоним.

**Статья 40. Синонимия типового рода.** — Если после 1960 г. отвергается как младший синоним (объективный или субъективный) какой-либо номинальный род, то образованное от него название группы семейства не должно быть заменено, а сохраняется в качестве действительного (валид- 1  
33

ного) названия таксона группы семейства, включающего как старший, так и младший синонимы.

- (а) **Сохранение некоторых названий.** — Если замененное до 1961 г. по причине такой синонимии название группы семейства получило всеобщее признание, то в интересах стабильности оно должно быть сохранено. 1

(1) В случае разногласий в понимании выражения «всеобщее признание» следует обратиться в Комиссию.

- (б) **Дата сохраняемого названия.** — Название, принятое согласно положениям параграфа (а), получает дату отвергнутого названия, старшим синонимом которого оно должно считаться.

**Пример.** — Если первоначальный типовой род *A-us* является младшим синонимом рода *B-us*, то

- (1) если до 1961 г. название *A-idae* еще не было заменено названием *B-idae* или *B-idae* еще не получило всеобщего признания, то *A-idae* должно сохраняться в качестве названия семейства; (2) но если *A-idae* уже было заменено названием *B-idae* и последнее получило всеобщее признание, тогда *B-idae* должно быть принято в качестве названия семейства и считаться старшим синонимом *A-idae* с той же датой, что и *A-idae*.

**Рекомендация 40А. Приведение автора и даты.** — Если автор и даты приводятся (см. приложение Е9), то название группы семейства, принятое согласно положениям статьи 40, следует приводить с его собственными автором и датой, сопровождая их в круглых скобках датой замененного названия.

**Статья 41. Ошибочно идентифицированные типовые роды.** — Если стабильность и единство понимания номинального таксона группы семейства могут быть нарушены открытием, что его номинальный типовой род основан на ошибочно идентифицированном типовом виде, или открытием не замеченного ранее обозначения типа, то такой случай должен быть представлен на рассмотрение Комиссии [ст. 64, 70]. 1  
49

### *IX. Таксоны родовой группы и их названия*

**Статья 42. Таксоны родовой группы.** — 38

- (а) **Включаемые категории.** — Родовая группа, располагающаяся в классификационной иерархии ниже группы семейства и выше видовой группы, включает категории рода и подрода.

- (b) **Основа.** — Каждый таксон родовой группы объективно определяется только ссылкой на его типовой вид [XV].
- (c) **Сборные группы.** — С названиями некоторых искусственных группировок, известных в качестве «сборных групп» [см. Словарь терминов], следует обращаться как с родовыми названиями в смысле, принятом в настоящем Кодексе, но для них не требуются типовые виды.

39

**Примеры.** — *Agamodistomum*, *Agamofilaria*, *Cysticercus*, *Diplostomulum*, *Glaucothoe*, *Sparganum*.

- (1) Во всех случаях, где термины «таксон» или «название» употребляются в настоящем Кодексе на уровне рода, соответствующее положение применимо также к сборной группе или ее названию, если только нет утверждения обратного или если такое применение не является неуместным.
- (d) **Подразделение родов.** — Униноминальные названия, предложенные для подразделений рода, даже если эти подразделения обозначены такими терминами, как «секция» («sectio») или «отдел» («divisio»), имеют в номенклатуре статус подродового названия при условии, что они удовлетворяют соответствующим положениям главы IV.

**Статья 43. Равнозначность категорий.** — Категории родовой группы имеют равнозначный статус в номенклатуре, то есть они подчиняются одним и тем же правилам и рекомендациям, и название, установленное для таксона в одной из двух категорий группы и основанное на данном типовом виде, тем самым пригодно со своими первоначальными датой и автором и для таксона другой категории, основанного на том же типовом виде.

35

**Статья 44. Подчиненные таксоны.** —

- (a) **Номинативный подрод.** — Подрод, в состав которого входит типовой вид рода, разбитого на подроды, несет то же название, что и род, и именуется «номинативным» подродом.
- (b) **Замена номинативного подрода.** — Если недействительное (невалидное) название рода, разбитого на подроды, заменяется названием другого подрода [ст.

25,38

23е (III)], то последний становится номинативным подродом.

(с) **Приведение подрода.** — См. статью 6.

**Рекомендация 44А. Приведение синонимов.** — Во избежание недоразумений синоним или любое другое название, кроме подродового, никогда не следует помещать между родовым и видовым компонентами биномиального названия.

### *Х. Таксоны видовой группы и их названия*

- Статья 45. Таксоны видовой группы.** — 40
- (а) **Включаемые категории.** — Видовая группа в понимании, принятом в настоящем Кодексе, включает категории вида и подвида.
- (b) **Основа.** — Каждый таксон видовой группы объективно определяется только ссылкой на его типовой экземпляр. 48  
51
- (с) **Инфраподвидовые формы.** — Инфраподвидовые формы не входят в видовую группу, и положения настоящего Кодекса к ним не применяются [ст. 1; см. также ст. 10b]. 41, 6
- (d) **Определение подвидового и инфраподвидового статуса.** — Первоначальный статус любого названия таксона по рангу ниже, чем вид, определяется как 41
- (I) подвидовой, если автор, предлагая название, четко указал, что оно относится к подвиду, или — до 1961 г. — не указал определенно его ранг [см. также ст. 45е, ниже];
- (II) подвидовой, если автор, предлагая название, указал, что данный таксон характерен для определенной географической местности или геологического горизонта, и не отнес его точно к какой-либо инфраподвидовой категории;
- (III) инфраподвидовой, если автор, предлагая название, определенно отнес данный таксон к инфраподвидовому рангу или — после 1960 г. — не указал четко, что это подвид.
- (е) **Интерпретация терминов «варietet» и «форма».** — 41
- (I) Употребление до 1961 г. одного из терминов «варietet» и «форма» не должно толковаться как определенное указание на подвидовой или инфраподвидовой ранг.

- (II) Новое название, опубликованное после 1960 г. как название «варьетега» или «формы», должно рассматриваться как имеющее инфраподвидовой ранг. 6

**Статья 46. Равнозначность категорий.** — Категории видовой группы имеют в номенклатуре равнозначный статус, то есть они подчиняются одним и тем же правилам и рекомендациям, и название, предложенное для таксона в одной из двух категорий группы и основанное на данном типовом экземпляре, тем самым пригодно с его первоначальными датой и автором для таксона, основанного на том же типовом экземпляре в другой категории. 35<sup>5</sup>

**Статья 47. Подчиненные таксоны.** —

- (a) **Номинативный подвид.** — Подвид, к которому относится типовый экземпляр вида, разбитого на подвиды, несет то же название, что и вид, и именуется «номинативным» подвидом. 25,36
- (b) **Замена номинативного подвида.** — Если недействительное (невалидное) название вида, разбитого на подвиды, заменяется названием другого подвида [ст. 23е (III)], то последний становится номинативным подвидом. 23,36

**Статья 48. Биноминальные названия.** —

- (a) **Перемена рода.** — Однажды предложенное видовое название становится частью другого биноминального названия всякий раз, когда вид переводится в другой род.
- (b) **Условно предложенное родовое название.** — Если зоолог публикует биноминальное название, употребляя ранее предложенное родовое название в сочетании с пригодным видовым, и одновременно с этим условно предлагает новое родовое название в сочетании с этим же видовым названием, то считается, что он предложил два биноминальных названия, из которых первое имеет приоритет.

**Пример.** — Лоу (Lowe) в 1843 г. опубликовал новый вид, *gracilis*, в роде *Seriola* Cuvier, 1816, и одновременно с этим условно предложил новый род *Cubiceps* для этого же вида. Считается, что он установил сначала биноминальное название *Seriola gracilis*, а затем биноминальное название *Cubiceps gracilis*.

**Статья 49. Ошибочная идентификация.** — Видовое название, употребленное в результате ошибочной идентификации 2  
49

вида, не может быть сохранено за тем видом, которому это название было дано ошибочно, даже если оба вида, о которых идет речь, относятся к разным родам или будут позднее включены в состав разных родов [см. ст. 70b].

**Пример.** — Было обнаружено, что Смит (Smith, 1850) в качестве “*A-us b-us* Dupont, 1800” описал вид, отличный от того, который в действительности был назван так Дюпоном. Видовое название *b-us* не может употребляться для обозначения вида, бывшего в распоряжении Смита, даже в том случае, если он будет отнесен к другому роду, чем истинный *b-us* Dupont.

## **XI. Авторство**

42

**Статья 50. Автор названия.** — Автором (авторами) научного названия считается лицо (лица), которое (которые) впервые опубликует (опубликуют) его [III] способом, удовлетворяющим критериям пригодности (IV), если только из содержания публикации не вытекает, что лишь один (или несколько) из соавторов или какое-либо другое лицо (или лица) ответственно (ответственны) как за название, так и за условия, определяющие его пригодность.

- (а) **Исключение для названий, опубликованных в протоколах.** — Если название таксона предложено в опубликованных протоколах какого-либо заседания, то его автором считается лицо, ответственное за название, а не секретарь заседания или какой-либо другой составитель отчета.

**Рекомендация 50А. Сведения в протоколах.** — Секретарям и другим составителям отчетов о заседаниях не следует включать в публикуемые ими отчеты новые названия таксонов или другие данные, влияющие на номенклатуру.

- (б) **Изменение ранга.** — При изменении ранга таксона внутри группы семейства, родовой или видовой группы фамилия автора номинального таксона не меняется.
- (с) **Оправданная поправка.** — Название с оправданной поправкой приписывается первоначальному автору названия [ст. 33а].
- (d) **Неоправданная поправка.** — Название с неоправданной поправкой приписывается автору, который ее опубликовал [ст. 33а].

**Статья 51. Приведение фамилии автора.** —

42

- (а) **Необязательность приведения.** — Фамилия автора не входит в состав названия таксона, и приводить ее не обязательно.

- (b) **Форма приведения.**— Фамилию первоначального автора, если ее приводят, ставят за научным названием без какого-либо знака препинания, за исключением случаев, указанных в параграфе (d) и в рекомендации 51А.

(I) Фамилию последующего автора, употреблявшего научное название, если ее приводят, следует четко отделять от этого названия, но не запятой.

**Пример.**— Ссылка на *Cancer pagurus* Linnaeus в смысле, принятом Латрейлем (Latreille), может быть приведена как

*Cancer pagurus* Linnaeus sensu Latreille  
*Cancer pagurus*: Latreille

или каким-либо другим отличительным способом, но не как

*Cancer pagurus* Latreille или  
*Cancer pagurus*, Latreille.

**Рекомендация 51А. Анонимные авторы.**— Если название таксона было опубликовано анонимно, но его автор известен, то фамилию последнего, если ее приводят, следует заключать в квадратные скобки, чтобы показать первоначальную анонимность.

- (c) **Приведение фамилий сотрудников.**— Если за научное название и за условия, определяющие его пригодность, отвечает не автор (авторы) публикации, содержащей данное название, а только один (или некоторые) из авторов или какой-либо другой зоолог, то фамилию автора (авторов), если ее приводят, упоминают как «B in A», или «B in A at B», или в любой другой соответствующей комбинации.

- (d) **Употребление круглых скобок при новых сочетаниях.**— Если таксон видовой группы был описан сначала в одном роде, а позже переведен в другой, то фамилию автора названия видовой группы, если ее приводят, заключают в круглые скобки.

**Пример.**— После того как *Taenia diminuta* Rudolphi была переведена в род *Hymenolepis*; название этого вида приводится как *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi).

- (I) Круглые скобки употребляются здесь только в связи с переводом вида из одного номинального рода в другой, и на их употребление не влияют ни наличие подродового названия, ни какие-либо изменения в ранге или положении внутри одного и того же рода.

**Рекомендация 51В. Приведение фамилии автора нового сочетания.**— Если хотят привести и фамилию первоначального автора названия

видовой группы, и фамилию ревизующего, переведшего его в другой род, то фамилию последнего ставят после круглых скобок, в которые заключена фамилия первоначального автора.

**Пример.** *Limnatis nilotica* (Savigny) Moquin-Tandon.

## ХII. Гомонимия

43

**Статья 52. Гомонимия.** — Гомонимия в понимании, принятом в Кодексе, есть идентичность в написании пригодных названий, обозначающих различные таксоны видовой группы в пределах одного и того же рода или объективно различные<sup>47</sup> таксоны в пределах групп семейства или родовой.

**Статья 53. Закон гомонимии.** — Любое название, являющееся младшим гомонимом пригодного названия, должно быть отвергнуто и заменено другим.

16

**Статья 54. Названия, не входящие в гомонимию.** — Следующие названия не могут быть гомонимами:

- (1) названия, непригодные в понимании, принятом в Кодексе, за исключением случаев, указанных в статьях 20 и 56b;
- (2) названия, никогда не употребляющиеся для обозначения какого-либо таксона в животном царстве;
- (3) названия, не рассматриваемые зоологической номенклатурой [ст. 1];
- (4) названия в неправильном написании, как первоначальном, так и последующем.

**Статья 55. Названия группы семейства.** — Названия группы семейства, которые основаны на различных типовых родах, но идентичны или отличаются только соответствующими суффиксами и окончаниями, считаются гомонимами.

33  
37

- (а) **Гомонимия, возникающая вследствие сходства родовых названий.** — Если гомонимия названий группы семейства возникает вследствие сходства, но не идентичности названий их типовых родов, то такой случай должен быть передан на рассмотрение Комиссии.

43

**Пример.** — Из двух различных родовых названий, *Merope* (Insecta) и *Merops* (Aves), образуется одно и то же название семейства — *Megoripidae*. Во избежание гомонимии Комиссия постановила, что семейство, основанное на *Merope*, должно называться *Megoripidae* (Мнение 140).

<sup>47</sup> То есть основанные на разных типах. — *Прим. перев.*

- (b) **Гомонимия, возникающая вследствие неправильного написания.** — Название группы семейства не должно отвергаться как младший гомоним, если гомонимия возникает вследствие правильного написания более старого названия.

**Пример.** — Название *Psilopinae* Cresson, 1925, основанное на *Psilopa* Fallén, не должно отвергаться как гомоним названия *Psilopinae* Schiner, 1868, основанного на *Psilopus* Meigen, которое должно было писаться как *Psilopodinae*.

**Статья 56. Названия родовой группы.** — Закон гомонимии применяется ко всем названиям родовой группы, в том числе и к названиям сборных групп. 43

- (a) **Различие в одной букве.** — Если два названия родовой группы отличаются друг от друга хотя бы одной буквой, то эти названия не считаются гомонимами.

**Пример.** — Два рода *Diptera*: *Microchaetina* Van der Wulp, 1891, и *Microchaetona* Townsend, 1919, не являются гомонимами; но см. приложение D3.

- (b) **Названия, оканчивающиеся на *-ites*, *-ytes* или *-ithes*, данные ископаемым животным.** — Название родовой группы, образованное путем замены первоначального окончания на *-ites*, *-ytes* или *-ithes* и созданное в палеонтологии только для обозначения ископаемых животных, может быть гомонимом [ст. 20]. 44

- (c) **Преимущество рода перед подродом.** — Из двух гомонимичных названий родовой группы, опубликованных одновременно, названию, предложенному для рода, отдается предпочтение перед названием, предложенным для подрода. 45

**Статья 57. Названия видовой группы.** — Закон гомонимии распространяется на названия видовой группы, отнесенные при первом опубликовании к одному и тому же роду или сборной группе (первичные гомонимы) или позднее переведенные в один и тот же род или сборную группу (вторичные гомонимы), за исключением случаев, указанных в статье 59с. 43  
46

**Пример.** — Следующие номинальные таксоны, получившие название *intermedius* независимо друг от друга в качестве нового названия, считаются первичными гомонимами:

*A-us intermedius* Pavlov,  
*A-us intermedius* Dupont,  
*A-us albus intermedius* Black и  
*A-us concolor intermedius* Schmidt.

46

- (а) **Подродовое название.** — Наличие подродового названия не влияет на гомонимию названий видовой группы в пределах одного и того же рода.

**Пример.** — *A-us (B-us) intermedius* Pavlov и *A-us (C-us) intermedius* Dupont — первичные гомонимы, тогда как *A-us (B-us) intermedius* Pavlov не является первичным гомонимом *B-us intermedius* Black.

- (b) **Различия в написании.** — Гомонимия названий видовой группы в пределах данного номинального рода не устраняется поправкой или неправильным написанием родового названия.

(I) При определении, являются ли гомонимами названия видовой группы, имеющие форму прилагательных, различия в окончаниях, зависящие только от грамматического рода, не принимаются во внимание.

- (с) **Идентичные названия в гомонимичных родах.** — Два идентичных названия таксонов видовой группы, первоначально или впоследствии включенных в состав разных родов, имеющих гомонимичные названия, не считаются гомонимами.

43

44

**Пример.** — *Noctua* (Insecta) и *Noctua* (Aves) — гомонимы, тогда как *Noctua variegata* Jung (Insecta) и *Noctua variegata* Quoy et Gaimard (Aves) — не гомонимы.

- (d) **Различие в одной букве.** — Различия в одной букве достаточно, чтобы предотвратить гомонимию, за исключением случаев, перечисленных в статье 58.

**Примеры.** — Названия *Raphidia londinensis* и *Raphidia londonensis* (произведенные от Londinium и London, слов одного и того же происхождения и значения) и *Chrysops calidus* и *Chrysops callidus* (произведенные от слов различного происхождения и значения) — не гомонимы; но см. приложение D5.

- (е) **Преимущество вида перед подвидом.** — Из двух гомонимичных названий видовой группы, опубликованных одновременно, названию, предложенному для вида, отдается предпочтение перед названием, предложенным для подвида.

45

**Статья 58. Изменчивое написание.** — Два или несколько названий видовой группы, имеющие одно и то же происхо-

ждение и значение и включаемые в один и тот же номинальный род или сборную группу, считаются гомонимами, если все различия в их написании сводятся к одному или нескольким из следующих пунктов (о диакритических и других знаках см. ст. 27 и 32с):

- (1) употребление *ae*, *oe* или *e* (например, *caeruleus*, *coeruleus*, *ceruleus*);
- (2) употребление *ei*, *i* или *y* (например, *cheiropus*, *chiropus*, *chyropus*);
- (3) употребление *c* или *k* (например, *microdon*, *mikrodon*);
- (4) согласная со знаком придыхания или без него (например, *oxyrhynchus*, *oxyryncus*);
- (5) наличие или отсутствие *c* перед *t* (например, *autumnalis*, *autumnalis*);
- (6) употребление простой или двойной согласной (например, *litoralis*, *littoralis*);
- (7) употребление *f* или *ph* (например, *sulfureus*, *sulphureus*);
- (8) употребление разных соединительных гласных в сложных словах (например, *nigricinctus*, *nigrocinctus*);
- (9) транскрипция полугласного *i* как *y*, *ei*, *ej* или *ij*;
- (10) окончание *i* или *ii* в родительном падеже фамилий и имен (например, *smithi*, *smjthii*);
- (11) суффикс и окончание *-ensis* или *-iensis* в географическом названии (например, *timorensis*, *timoriensis*);
- (12) три пары названий, рассматриваемых в качестве особых случаев: *saghalinensis* и *sakhalinensis*; *sibiricus* и *sibiricus*; *tianschanicus* и *tianshanicus*.

<b>Статья 59. Первичные и вторичные гомонимы</b> [ст. 57]. —	43
(a) <b>Первичные гомонимы.</b> — Название видовой группы, являющееся младшим первичным гомонимом, должно быть навсегда отвергнуто.	16
(b) <b>Вторичные гомонимы.</b> — Название видовой группы, являющееся младшим вторичным гомонимом, должно быть отвергнуто каждым зоологом, считающим, что оба данных таксона видовой группы входят в состав одного и того же рода.	2 44
(c) <b>Восстановление вторичных гомонимов.</b> — Название, отвергнутое после 1960 г. в качестве вторичного гомонима, должно быть восстановлено в качестве действительного (валидного) названия каждым зоологом, считающим, что оба данных таксона видо-	9 43

вой группы не входят в состав одного и того же рода, если только это название не является недействительным (невалидным) по другим причинам.

- (I) В таком случае название, предложенное в замену вторичного гомонима, становится младшим объективным синонимом последнего.

**Пример.** — Если признается, что *A-us niger* Smith, 1960, входит в состав того же рода, что и *B-us niger* Dupont, 1950, и первый вид переводят в род *B-us*, то его название становится младшим вторичным гомонимом и замещается названием *B-us ater* Jones, 1970. Если в дальнейшем будет признано, что *A-us niger* Smith, 1960, не входит в состав того же рода, что и *B-us niger* Dupont, 1950, то восстанавливается первое видовое название. *B-us ater* Jones, 1970, в таком случае становится младшим объективным синонимом *A-us niger* Smith, 1960.

**Статья 60. Замещение отвергнутых гомонимов.** — Отвергнутый гомоним должен быть замещен другим, уже существующим пригодным названием или, если такого нет, новым названием.

47

- (а) **Младшие гомонимы, имеющие синонимы.** — Если отвергнутый гомоним имеет один или несколько пригодных синонимов, то в качестве замещающего названия принимается старейший из них с его собственными автором и датой.

(I) Субъективный синоним приемлем в качестве замещающего названия лишь до тех пор, пока он считается синонимом отвергнутого названия.

- (б) **Младшие гомонимы, не имеющие синонимов.** — Если отвергнутый гомоним не имеет известных пригодных синонимов, то он должен быть замещен новым названием, которое и будет конкурировать в отношении приоритета с любым позднее признанным синонимом.

### XIII. Понятие о типе

48

**Статья 61. Отношение типа к таксону.** — «Тип» представляет собой справочный эталон, определяющий приложение научного названия. Тип, будучи ядром таксона и основой его названия, объективен и неизменен, тогда как границы таксона субъективны и подвержены изменениям. Типом номинального вида служит экземпляр, типом номинального рода — номинальный вид, типом номинального семейства — номинальный род. У каждого таксона фактически или потенциально имеется свой тип. Тип любого таксона, обозначенный однажды в соответствии с положениями Кодекса,

не подлежит замене, кроме случаев, в которых Комиссия применит свои чрезвычайные полномочия [ст. 79], или только в случае таксонов видовой группы, согласно положениям статьи 75.

- (а) **Типы номинативных подчиненных таксонов.** — Тип таксона служит также типом и его подчиненного номинативного таксона, если такой существует, и наоборот. Поэтому обозначение одного из этих типов означает одновременное обозначение второго.
- (1) Если одновременно обозначены разные типы для номинального таксона и для его подчиненного номинативного таксона, то отдается предпочтение типу, обозначенному для первого.
- (b) **Типы и синонимия.** — Если два таксона основаны на одном и том же типе, то их названия считаются объективными синонимами. Если два таксона с разными типами субъективно объединяются в одну таксономическую единицу, то их названия считаются субъективными синонимами.

#### *XIV. Типы в группе семейства*

33

**Статья 62. Область применения.** — Положения этой главы в равной мере применяются ко всем категориям группы семейства.

**Статья 63. Типы таксонов группы семейства.** — Типом каждого таксона группы семейства является тот номинальный род, на котором основано название группы семейства [ст. 35b, 39, 40].

**Статья 64. Выбор типового рода.** — При установлении нового таксона группы семейства зоолог вправе выбрать в качестве типового любой номинальный род, включаемый в семейство, а не обязательно тот род, который несет старейшее название.

2  
35

**Рекомендация 64A. Типовой род должен быть хорошо известен.** — При установлении нового таксона группы семейства следует по возможности основывать его на роде, хорошо известном и в то же время характерном для этого семейства.

**Статья 65. Идентификация типового рода.** —

- (а) **Предполагается правильность идентификации.** — Считается, что автор, опубликовавший новое на-

49

звание группы семейства, правильно идентифицировал номинальный типовой род данного таксона.

- (b) **Ошибочная идентификация или изменение в понимании.** — Если обнаружится, что номинальный типовой род таксона группы семейства был основан на ошибочно идентифицированном типовом виде [ст. 70], или если последующее обозначение типового вида номинального типового рода изменяет принятое понимание названия группы семейства, то такой случай должен быть передан на рассмотрение Комиссии. 49

#### *XV. Типы в родовой группе*

**Статья 66. Область применения.** — Положения этой главы в равной мере применяются к категориям рода и подрода, но не к сборным группам, для которых типовой вид не требуется [ст. 42с].

**Статья 67. Общие положения.** —

- (a) **Типы таксонов родовой группы.** — Типом каждого номинального рода служит номинальный вид, именуемый «типовым видом» [ст. 42b].

**Рекомендация 67А. Терминология.** — Тип рода должен обозначаться только термином «типовой вид» (*type-species, espèce-type*) или строго равнозначным термином в другом языке. Термин «генотип» в этом смысле никогда употреблять не следует.

- (b) **Способы обозначения типа.** — Типовой вид номинального рода называется «типом по первоначальному обозначению», если он точно обозначен в первоначальной публикации [ст. 68a]; «типом по указанию», если он установлен согласно положениям (b) — (d) статьи 68, и «типом по последующему обозначению», если он обозначен после установления номинального рода [ст. 69]. 56
- (c) **Обозначение.** — Термин «обозначение» в применении к фиксации типового вида должен пониматься в строгом смысле; обозначение, произведенное двусмысленным или условным образом, недействительно.
- (I) Упоминание вида как примера рода не считается обозначением типа.
- (II) Ссылка на определенную особенность строения как представляющую «тип» или «типичную» для рода не считается обозначением типа.

**Примеры.** — Нельзя считать обозначением типа в смысле, принятом в этом параграфе, утверждения, подобные следующим: «*A-us b-us* может считаться типом *A-us*»; «*A-us b-us* — типичный пример рода *A-us*»; «Жилкование передних крыльев у *A-us b-us* типично для рода *A-us*».

(d) **Типы номинативных подродов.** — См. статью 61а.

(e) **Объективная синонимия типового вида.** — Если номинальный вид, служащий типом рода, оказывается младшим объективным синонимом, то в качестве названия типового вида данного рода должен приводиться старший синоним.

**Пример.** — *Astacus marinus* Fabricius, 1775, один из видов, первоначально включенных в род *Homarus* Weber, 1795, был обозначен в качестве типового вида *Homarus*. Однако *Astacus marinus* есть младший объективный синоним названия *Cancer gammarus* Linnaeus, 1758, которое поэтому и должно считаться типовым видом рода *Homarus*.

(f) **Действия автора рода.** — Только утверждения или другие действия автора при установлении нового номинального рода принимаются во внимание при решении вопроса:

(I) был ли типовой вид обозначен или указан в соответствии с положениями (a) — (d) статьи 68 и

(II) какие виды следует считать первоначально включенными видами в смысле статьи 69а.

(g) **Неточная ссылка на установление рода.** — Если при обозначении типового вида номинального рода автор приводит родовое название не с тем автором, который в действительности установил род или первый определенно включил в него номинальные виды (или с несоответствующей датой), то тем не менее считается, что типовой вид обозначен правильно, если только последний был приемлем.

**Пример.** — Род *A-us* Dupont, 1790, установленный без обозначения или указания типового вида, лучше известен по работе более позднего автора, Смита (Smith, 1810). Если в дальнейшем вид *b-us* и был обозначен в качестве типового вида рода «*A-us* Smith, 1810», то это обозначение считается действительным (валидным) для рода *A-us* Dupont, 1790, если только вид *b-us* был приемлем для обозначения в качестве типового вида последнего.

(h) **Исключения.** — Номинальный вид, который при установлении нового номинального рода не был в него включен или был приведен как *species inquirenda* или *species incertae sedis*, не может быть обозначен

действительно (валидно) в качестве типового вида этого рода.

- (i) **Замещающие названия.** — Если новое родовое название предлагается определенно взамен прежнего, то оба эти номинальных рода должны иметь один и тот же типовой вид и при условии соблюдения пункта (I) (см. ниже) обозначение типа для одного из них относится и к другому, невзирая на какие-либо противоположные утверждения. 50

**Пример.** — Название *B-us* Schmidt, 1890, было специально предложено как замещающее название для младшего гомонима *A-us* Medina, 1880, по Dupont, 1860. Если *x-us* обозначен в качестве типового вида для *A-us*, то он тем самым становится типовым видом и для *B-us*.

- (I) Типовой вид должен быть видом, приемлемым для фиксации в качестве типа прежнего номинального рода.
- (II) Родовое название с оправданной или неоправданной поправкой считается объективным синонимом первоначального названия и поэтому имеет тот же самый типовой вид.
- (j) **Ошибочно идентифицированный типовой вид.** — Если впоследствии выясняется, что обозначенный или указанный типовой вид был идентифицирован ошибочно, то применяются положения статьи 70. 49
- (k) **Объединение родов.** — Объединение двух или нескольких номинальных родов в один таксономический род не изменяет статуса типового вида ни одного из этих номинальных родов [XIII], а типовым видом объединенного рода становится типовой вид старейшего из номинальных родов, вошедших в состав объединенного. 25

**Статья 68. Типовой вид фиксирован в первоначальной публикации.** — Положения этой статьи применяются в порядке следующей очередности.

- (a) **Первоначальное обозначение.** — Если при установлении нового номинального рода один номинальный вид определенно обозначен в качестве типового вида, то этот вид и есть типовой, невзирая ни на какие другие соображения (тип по первоначальному обозначению).
- (I) Формула «gen. n., sp. n.» или ее точный эквивалент, примененные до 1931 г. только к одному из новых номинальных видов, включен-

ных во вновь установленный номинальный род, считаются первоначальным обозначением, если никакого другого типового вида не было обозначено.

- (b) **Употребление названий *typicus* или *typus*.** — Если при установлении нового номинального рода один из новых видов, включенных в его состав, назван *typicus* или *typus*, то этот вид и считается типовым видом.
- (c) **Монотипия.** — Если род установлен первоначально лишь с одним номинальным видом, то этот вид считается типовым независимо от того, полагал ли автор, что к этому роду относятся и другие виды, которых он, однако, не назвал, а также от того, приводил ли он синонимы, подвиды, непригодные названия или названия видов, включение которых в состав рода или идентификация которых вызвали у него сомнения (тип по монотипии).
- (d) **Тавтонимия.** — Если среди номинальных видов, первоначально включенных во вновь установленный номинальный род, есть один, несущий родовое название в качестве своего видового или подвидового названия, независимо от того, действительное (валидное) ли это название или только приведенное в синонимике, то этот номинальный вид считается типовым (тип по абсолютной тавтонимии).
- (I) Если в синонимике только одного из видов, первоначально включенных в номинальный род, установленный до 1931 г., приводится униномиальное название, появившееся до 1758 г. и идентичное новому родовому названию, то этот номинальный вид должен считаться типовым видом (тип по линнеевской тавтонимии).

**Статья 69. Типовой вид не фиксирован в первоначальной публикации.** — Положения этой статьи применяются в порядке следующей очередности, но только к номинальным родам, установленным до 1931 г. без первоначального обозначения или указания типового вида.

- (a) **Последующее обозначение.** — Если автор установил номинальный род, но не обозначил и не указал его типовой вид, то любой зоолог может впоследствии обозначить в качестве типового вида один из номинальных видов, первоначально включенных в со-

став данного рода, а если в данный род первоначально не было включено ни одного номинального вида, то один из тех номинальных видов, которые позднее были впервые включены в этот род (тип по последующему обозначению).

- (I) В смысле, принятом в этом положении, к «видам, первоначально включенным в состав рода», относятся только виды, фактически перечисленные в составе вновь установленного номинального рода как действительные (валидные) названия (включая подвиды, варианты и формы), или как синонимы, или как названия ранее установленных видов, ошибочность идентификации которых констатируется автором рода [ст. 70b].
- (II) Если при установлении рода в его состав не было включено ни одного номинального вида, то видами, первоначально включенными в данный род, должны считаться только те номинальные таксоны видовой группы, которые впоследствии были впервые определенно в него включены. 56
- (1) Простая ссылка на публикацию, содержащую названия видов, сама по себе не считается включением видов в номинальный род.
- (2) Если впоследствии впервые был отнесен к роду только один номинальный вид, то он тем самым считается типовым по последующей монотипии.
- (3) Если два или несколько номинальных видов были одновременно отнесены к номинальному роду, то все они в равной мере приемлемы для последующего обозначения типа.
- (III) Если для какого-либо номинального рода ранее не было действительного (валидного) обозначения типа, то считается, что тот автор обозначил типовой вид из числа первоначально включенных в состав рода номинальных видов, который упомянул, исходя из правильных или ложных предпосылок, что речь идет о типе (или типовом виде), и если очевидно, что он сам принимает этот вид за типовой.

- (IV) Если автор обозначает в качестве типового номинальный вид не из числа тех, которые были первоначально включены в состав рода (или принимает обозначение подобного вида, сделанное другим автором), и только при том условии, что одновременно он считает его синонимом одного из видов, первоначально включенных в состав рода, то такое действие считается обозначением этого последнего вида в качестве типового для данного рода.
- (V) Номинальный вид может быть обозначен в качестве типового вида данного рода, даже если он является типовым видом другого рода.
- (VI) Последующее обозначение, впервые опубликованное в библиографическом издании, приемлемо, если оно действительно (валидно) во всех других отношениях.

**Рекомендация 69А. Предпочтение изображенному виду.** — При обозначении типового вида для рода следует отдавать предпочтение виду, для которого имеется соответствующее изображение.

**Рекомендация 69В. Другие соображения при обозначении типового вида.** — При последующем обозначении типового вида следует руководствоваться в порядке очередности правилами, перечисленными ниже.

- (1) Для линнеевских родов следует обозначать наиболее обычный вид или вид, имеющий значение в медицине (246-й линнеевский афоризм, *Critica Botanica*, 1737).
- (2) Если название или синоним одного из первоначально включенных в состав рода номинальных видов фактически идентичны родовому названию или имеют то же самое происхождение или смысл, то такой вид следует обозначить в качестве типового (тип по фактической тавтонимии), если только такое обозначение не противопоказано по другим причинам.

**Примеры.** — *Bos taurus*, *Equus caballus*, *Ovis aries*, *Scomber scombrus*, *Sphaerostoma globiporum*; но противопоказано обозначение *Dipetalonema dipetalum*, потому что этот вид был описан только по одному полу на основе одного недостаточно изученного экземпляра.

- (3) Если некоторые из первоначально включенных в состав рода номинальных видов были перенесены в другие роды, то следует отдавать предпочтение одному из оставшихся видов, если среди них есть подходящие для этой цели (выбор путем исключения).
- (4) Виду, основанному на половозрелой особи, как правило, следует отдавать предпочтение перед видом, основанным на личинке или иной неполовозрелой особи.
- (5) Следует отдавать предпочтение виду, носящему название *communis*, *vulgaris*, *medicinalis* или *officinalis*.
- (6) Следует отдавать предпочтение виду, лучше других описанному, лучше других изображенному, наиболее известному, или наиболее легко добываемому, или такому, типовой экземпляр которого доступен.

- (7) Если в роде различают больше одной группы видов, то следует отдавать предпочтение виду, принадлежащему к возможно более многочисленной группе (правило де Кандоля<sup>48</sup>).
- (8) В родах паразитов следует отдавать предпочтение виду, паразитирующему на человеке, или на животном, имеющем хозяйственное значение, или на обычном и широко распространенном виде-хозяине.
- (9) При прочих равных условиях следует отдавать предпочтение виду, хорошо известному автору номинального рода до опубликования родового названия.
- (10) Если данный автор обычно помещал основной или наиболее типичный вид на первом месте, «во главе ряда», а другие виды описывал сравнительно с ним, то это обстоятельство следует учитывать при обозначении типового вида.
- (11) Если известно, что данный автор отмечал типовые виды их положением в работе («правило первого вида»), то следует обозначать в качестве типового первый приводимый им номинальный вид.
- (12) При прочих равных условиях следует отдавать предпочтение виду, приведенному первым в данной работе, на данной странице или данной строке (приоритет положения).

**Рекомендация 69С. Приведение типового вида.** — При обозначении типового вида для номинального рода, установленного до 1931 г., следует сначала привести первоначальное биномиальное название этого вида, а затем принятое ныне, если последнее отличается от первоначального. Следует также дать библиографическую ссылку на работу, в которой этот вид был установлен.

**Статья 70. Идентификация типового вида.** — Следует полагать, что автор правильно идентифицировал номинальный вид, который он или 1) относит к новому роду при установлении последнего, или 2) обозначает в качестве типового вида нового или ранее установленного рода.

49  
59

(а) **Ошибочно идентифицированный типовой вид.** — Если какой-либо зоолог считает, что типовой вид идентифицирован ошибочно, то он должен передать этот случай на рассмотрение Комиссии, которая, используя, если это необходимо, свои чрезвычайные полномочия [ст. 79], обозначит в качестве типового тот вид, который она сочтет наиболее обеспечивающим стабильность и единообразие номенклатуры, а именно:

1

- (I) номинальный вид, который на самом деле подразумевался, но был неправильно назван при выделении типа, или
- (II) если подлинная сущность этого подразумевавшегося вида сомнительна, то выбирается

<sup>48</sup> Alphonse de Candolle (1806—1893), выдающийся швейцарский ботаник, профессор ботаники в Женеве, занимался также ботанической номенклатурой. — *Прим. ред. польск. пер.*

вид в соответствии с тем пониманием данного родового названия, которое преобладало к моменту обнаружения ошибочности идентификации, или

(III) вид, названный обозначившим его автором, несмотря на ошибочность идентификации.

(b) **Преднамеренное использование ошибочной идентификации.** — Если тип, обозначенный для нового номинального рода, является ранее установленным видом, но автор, обозначающий тип, оговаривает, что он использует это видовое название в том же ошибочном смысле, который был ему придан предшествующим автором, то типовым должен считаться тот вид, с которым фактически имел дело выделивший его автор, а не тот, которому на самом деле принадлежит это название.

(I) В таком случае считается, что в этом новом номинальном роде автор его установил и новый номинальный вид с таким же видовым названием, как у того вида, с которым этот новый вид ошибочно отождествлен.

**Пример.** — Если Джонс (Jones, 1900) в качестве типового вида рода *C-us*, ген. п., обозначает вид, который он приводит, к примеру, под названием *A-us b-us* Dupont sensu Schmidt, 1870, то типовым видом рода *C-us* считается не вид, названный Дюпоном, а вид, с которым имел дело Джонс и название которого нужно приводить как *C-us b-us* Jones, 1900.

## XVI. Типы в видовой группе

52

**Статья 71. Область применения.** — Положения этой главы в равной мере применяются ко всем категориям видовой группы.

**Статья 72. Общие положения.** —

(a) **Типы таксонов видовой группы.** — Типом каждого таксона видовой группы является один экземпляр, будь то единственный первоначально описанный экземпляр или один экземпляр, обозначенный из типовой серии (голотип, лектотип) или же неотип [ст. 45b].

51

(b) **Типовая серия.** — Типовая серия вида состоит из всех экземпляров, по которым автор данного вида

описывает его, за исключением тех, которые он упоминает как уклоняющиеся, или связывает с данным номинальным видом с сомнением, или определенно исключает из него.

- (с) **Экземпляры, уже являющиеся типами.** — То обстоятельство, что данный экземпляр уже является типом одного номинального вида, не препятствует его обозначению в качестве типа другого вида.
- (d) **Типы замещающих номинальных видов.** — Если автор предлагает новое видовое название специально взамен более старого названия, но одновременно применяет его к определенным экземплярам, то типом замещающего номинального вида должен быть тип замещенного номинального вида, несмотря ни на какое противоречащее этому правилу обозначение типовых экземпляров и невзирая на употребление замещающего названия в другом таксономическом значении.
- (е) **Типы номинативных подвидов.** — См. статью 61а.
- (f) **Значение типов.** — Голотипы, синтипы, лектотипы и неотипы должны всеми зоологами и лицами, ответственными за сохранность этих типов, рассматриваться как общенаучное достояние.

9  
50

**Рекомендация 72А. Хранение в научном учреждении.** — Зоологу, обозначающему голотип или лектотип, следует передать их в музей или другое учреждение, где они могут надежно храниться и будут доступны для исследования. Передача неотипов в музей или какое-либо подобное учреждение обязательна [ст. 75с (6)]. 53

**Рекомендация 72В. Эtiquетирование.** — При обозначении голотипа, лектотипа или неотипа следует этикетировать этот экземпляр так, чтобы исключить возможность ошибок и ясно обозначить его статус. 53

**Рекомендация 72С. Сведения на этикетках.** — При обозначении голотипа, лектотипа или неотипа следует опубликовать все сведения, имеющиеся на этикетках, которыми снабжены эти экземпляры, чтобы в дальнейшем последние можно было опознать. 53

**Рекомендация 72D. Обязанность учреждений.** — Всем учреждениям, в которых хранятся типы, следует: 53

- (1) обеспечить точную маркировку всех типов, чтобы их можно было безошибочно опознавать;
- (2) принимать все необходимые меры для их надежного хранения;
- (3) делать их доступными для изучения;
- (4) публиковать списки типового материала, принадлежащего этим учреждениям или переданного им на хранение;
- (5) по мере возможности сообщать зоологам по их запросам данные, касающиеся типов.

**Рекомендация 72Е. Типовые местонахождения.** — Автору, обозначающему или ограничивающему типовое местонахождение, следует руководствоваться одним или несколькими из следующих критериев:

- (1) первоописание таксона;
- (2) данные, приложенные к оригинальному материалу;
- (3) заметки, дневники, письма или устные сообщения коллектора и,
- (4) наконец, местонахождения, которые расположены в пределах известного ареала вида или из которых были добыты экземпляры, отождествленные с данным видом.

Если типовое местонахождение было обозначено или ограничено ошибочно, то эту ошибку следует исправить.

### Статья 73. Голотипы и синтипы. —

(а) **Единственный экземпляр.** — Если новый номинальный вид описан по единственному экземпляру, то этот экземпляр представляет собой «голотип».

(b) **Тип указан.** — Если в своем описании нового номинального вида автор утверждает, что один и только один экземпляр служит «типом», или употребляет какое-либо равнозначное выражение, то этот экземпляр и есть голотип.

(с) **Синтипы.** — Если новый номинальный вид не имеет голотипа, обозначенного согласно положениям (а) и (b), то все экземпляры типовой серии представляют собой «синтипы», равноценные в номенклатуре.

(I) В число синтипов могут входить экземпляры, этикетированные как «котип» (в значении синтипа), «тип» или как-либо иначе, или экземпляры без таких этикеток, или, наконец, экземпляры, которых данный автор не видел, но которые были использованы в ранее опубликованных описаниях или изображениях, полностью или частично положенных этим автором в основу своего таксона.

**Рекомендация 73А. Первоначальное обозначение.** — При описании нового вида следует четко обозначить один экземпляр в качестве голотипа.

**Рекомендация 73В. Процедура.** — Если зоолог, описывая новый номинальный вид по экземплярам, имеющимся в его распоряжении, субъективно объединяет с ним экземпляры, которые, по его мнению, были ошибочно идентифицированы другим автором, то ему следует обозначить в качестве голотипа один из своих экземпляров.

**Рекомендация 73С. Данные о голотипе.** — При установлении нового вида следует опубликовать по крайней мере следующие данные, касающиеся его голотипа, насколько они в данном случае нужны и известны автору:

- (1) размеры;
- (2) полные данные о местонахождении, дата и другие данные этикеток, которыми снабжен голотип;

- (3) пол, если вид раздельнополый;
- (4) стадия развития и каста, если в данном виде имеются касты;
- (5) название вида-хозяина;
- (6) фамилия коллектора;
- (7) коллекция, в которой находится голотип, а также все присвоенные ему коллекционные или инвентарные номера;
- (8) для ныне живущего наземного вида высота в метрах над уровнем моря, на которой голотип был добыт;
- (9) для ныне живущего морского вида глубина в метрах ниже уровня моря, на которой голотип был добыт;
- (10) для ископаемого вида геологический возраст и стратиграфическое положение, выраженное, если это возможно, в метрах выше или ниже точно установленного уровня.

**Рекомендация 73Д. Паратипы.** — После того как голотип этикетирован, каждый из остальных экземпляров типовой серии (если таковые имеются) следует заметным образом этикетировать как «паратип», чтобы можно было точно опознать экземпляры, составляющие первоначальную типовую серию.

**Рекомендация 73Е. Термина «котип» надо избегать.** — Во избежание недоразумений термин «котип» употреблять не следует.

#### Статья 74. Лектотипы. —

- (a) **Обозначение экземпляра.** — Если у данного номинального вида голотип отсутствует, то любой зоолог может обозначить один из синтипов в качестве «лектотипа». 4  
54
- (I) Первое опубликованное обозначение лектотипа фиксирует статус данного экземпляра, но если будет доказано, что обозначенный экземпляр не входит в число синтипов, то его обозначение недействительно (невалидно). 56  
57
- (b) **Обозначение по изображению.** — Обозначение изображения как лектотипа должно рассматриваться как обозначение экземпляра, представленного на рисунке; если этот экземпляр является одним из синтипов, то его обозначение в качестве лектотипа с точки зрения номенклатуры действительно (валидно).
- (c) **Обозначение должно быть индивидуальным.** — Нельзя обозначать лектотипы совокупно, общим утверждением; каждое обозначение должно производиться специально для отдельного номинального вида с целью точной характеристики данного вида.

**Пример.** — Опубликованное утверждение, что в типовых сериях всех видов, описанных каким-либо автором, лектотипом должен считаться экземпляр, снабженный авторской определительной этикеткой, или единственный уцелевший синтип, не считается действительным (валидным) обозначением лектотипов.

**Рекомендация 74А. Соответствие с предыдущим сужением объема.** — При обозначении лектотипа следует в общем принимать во внимание произведенные ранее действительные (валидные) сужения объема таксономического вида или во всяком случае придавать им большое значение, чтобы сохранить стабильность номенклатуры.

**Рекомендация 74В. Изображенный экземпляр.** — В качестве лектотипа следует выбирать тот синтип, изображение которого было опубликовано, если такой синтип существует.

**Рекомендация 74С. Данные о лектотипе.** — При выделении лектотипа следует, помимо описания его индивидуальных особенностей, делающих возможным его опознание, опубликовать и данные, перечисленные в рекомендации 73С.

**Рекомендация 74Д. Синтипы в нескольких коллекциях.** — По возможности следует выбирать лектотип из числа синтипов, хранящихся в коллекциях института или музея, предпочтительно такого, который владеет наибольшим количеством синтипов данного вида или хранит коллекцию, с которой работал сам автор номинального вида, или хотя бы большинство типов этого автора.

**Рекомендация 74Е. Паралектотипы.** — При выделении лектотипа каждый из остальных синтипов следует отчетливо этикетировать обозначением «паралектотип».

**Статья 75. Неотипы.** — Если голотип, лектотип или синтипы утеряны или уничтожены, то зоолог может обозначить другой экземпляр в качестве «неотипа» данного вида, учитывая следующие ограничения и условия.

55

- (а) **Допустимые случаи.** — Неотипы должны обозначаться только в связи с производимой ревизией группы, и даже тогда лишь при исключительных обстоятельствах, когда обозначение неотипа необходимо в интересах стабильности номенклатуры.

(1) Слова «исключительные обстоятельства» относятся к тем случаям, когда неотип необходим для решения сложных зоологических вопросов, например когда подлинная сущность близких видов вызывает сомнение или неясна, причем один или несколько из них не имеют ни голотипа, ни лектотипа, ни синтипов.

- (б) **Недопустимые случаи.** — Обозначение неотипа не должно быть самоцелью или становиться предметом повседневной музейной работы; оно не должно производиться для видов, названия которых не являются общепотребительными, ни в качестве действительного (валидного) названия, ни в качестве синонима.

- (с) **Непременные условия.** — Выделение неотипа действительно (валидно) только в том случае, если оно опубликовано со следующими данными:

- (1) описание признаков, каковые автор считает отличительными для таксона, для которого обозначается неотип, или библиографическая ссылка на такое описание;
  - (2) сведения и описание, достаточное для точного опознания обозначенного экземпляра;
  - (3) основания, заставляющие автора считать, что весь первоначальный типовой материал утерян или уничтожен, и меры, которые были приняты для его отыскания;
  - (4) доказательства соответствия неотипа тому, что известно о первоначальном типовом материале из его описания или из других источников; однако если номинальный вид основан на представителе одного пола или неполовозрелой стадии, не обладающей четкими диагностическими признаками, то неотип может в этом отношении отличаться от первоначального материала;
  - (5) доказательство того, что неотип происходит из места, расположенного как можно ближе к типовому местонахождению и, где уместно, из того же геологического горизонта или вида-хозяина, что и первоначальный типовой материал;
  - (6) указание, что неотип является собственностью или сразу после опубликования поступает в собственность известного научного или учебного учреждения (с указанием названия), в котором хранятся научные коллекции и имеются надлежащие условия для хранения типов и их доступности для изучения.
- (d) **Приоритет.** — Первое обозначение неотипа, опубликованное для данного номинального вида в соответствии с положениями настоящей статьи, считается действительным (валидным) и никакое последующее обозначение недействительно (невалидно), если только первый неотип не утерян или не уничтожен.

**Рекомендация 75А. Консультация со специалистами.** — Прежде чем обозначить неотип, следует удостовериться, что предлагаемое обозначение не вызывает возражений со стороны других специалистов по данной группе.

- (e) **Статус ранее обозначенных неотипов.** — Обозначение неотипа, опубликованное до 1961 г., вступает

в силу с того момента, когда оно будет удовлетворять всем положениям настоящей статьи.

**Рекомендация 75В. Обеспечение действительности (валидности).** — Зоологу, опубликовавшему до 1961 г. недействительное (невалидное) обозначение неотипа, следует дать возможность обеспечить его действительность (валидность) прежде, чем какой-либо другой зоолог обозначит неотип для того же номинального таксона.

**Рекомендация 75С. Предпочтение ранее обозначенным неотипам.** — Если недействительное (невалидное) обозначение неотипа было опубликовано до 1961 г., то обозначенному при этом экземпляру следует отдать предпочтение при действительном (валидном) обозначении неотипа для того же номинального таксона.

- (f) **Статус вновь найденного типового материала.** — Если после обозначения неотипа будет обнаружено, что первоначальный типовой материал существует, то такой случай должен быть передан на рассмотрение Комиссии.

#### *XVII. Международная комиссия по зоологической номенклатуре*

**Статья 76. Статус.** — Международная комиссия по зоологической номенклатуре есть постоянный орган, получающий все свои полномочия от международных зоологических конгрессов.

59

**Статья 77. Обязанности.** — На Комиссию возлагаются следующие обязанности:

- (1) рассматривать по крайней мере за год до очередного конгресса (или за такой более короткий срок, на который согласится Комиссия) любые предложения о внесении изменений в Кодекс;
- (2) представлять на рассмотрение конгрессов предложения по устранению неясностей или изменению положений Кодекса;
- (3) выпускать между двумя последующими конгрессами Декларации (Declarations), т. е. предварительные исправления Кодекса, формулирующие такие предложения;
- (4) выпускать Мнения (Opinions) и Директивы (Directions) по вопросам зоологической номенклатуры, не вызывающие изменений в Кодексе;
- (5) составлять Официальные списки (Official Lists) принятых и Официальные указатели (Official In-

63

dexes) отвергнутых зоологических названий и работ<sup>49</sup>;

- (6) представлять конгрессам отчеты о своей работе и
- (7) выполнять другие подобные обязанности, которые могут быть возложены на нее конгрессами.

**Статья 78. Осуществление полномочий.** — Комиссия уполномочена по запросу любого зоолога истолковывать положения Кодекса и применять эти истолкования к любым вопросам зоологической номенклатуры.

59  
60

(а) **Декларации.** — Если случай, рассматриваемый Комиссией, затрагивает вопросы, которые не полностью или недостаточно точно освещены в Кодексе, то Комиссия должна выпустить Декларацию (предварительное исправление Кодекса) и предложить ближайшему очередному конгрессу принять это исправление согласно указаниям статьи 87.

(1) Декларация остается в силе до тех пор, пока она не будет утверждена на очередном конгрессе в первоначальном или измененном виде (вслед за чем Кодекс соответственно исправляется) или отвергнута; после этого Декларация считается утратившей силу и сохраняет только историческое значение.

(b) **Мнения.** — Если рассматриваемый случай связан с применением Кодекса к частным вопросам, касающимся отдельных названий, действий или публикаций, то Комиссия должна выпустить решение, именуемое Мнением, и

<sup>49</sup> До сих пор выпущены:

Official List of family-group names in Zoology. First instalment: Names 1—236. London, 1958, XVIII + 33 pp.

Official List of generic names in Zoology. First instalment: Names 1—1274. London, 1958, XXXVI + 200 pp.

Official List of specific names in Zoology. First instalment: Names 1—1525. London, 1958, XVI + 206 pp.

Official List of works approved as available for Zoological nomenclature. First instalment: Titles 1—38. London, 1958, X + 12 pp.

Official Index of rejected and invalid family-group names in Zoology. First instalment: Names 1—274. London, 1958, XII + 38 pp.

Official Index of rejected and invalid generic names in Zoology. First instalment: Names 1—1169. London, 1958, XII + 132 pp.

Official Index of rejected and invalid specific names in Zoology. First instalment: Names 1—527. London, 1958, XII + 73 pp.

Official Index of rejected and invalid works in Zoological nomenclature. First instalment: Titles 1—58. London, 1958, X + 14 pp. — *Прим. ред. польск. пер.*

- (I) или установить, каким образом Кодекс должен быть применен либо истолкован в данном случае,
- (II) или, действуя в интересах стабильности и универсальности и используя свои чрезвычайные полномочия [ст. 79], изъять данный случай из применения Кодекса и установить порядок, которому нужно следовать.
- (c) **Момент вступления Мнений в силу.** — Мнения вступают в силу сразу после опубликования решения Комиссии и включаются в отчет очередному конгрессу.
- (d) **Директивы.** — Решения, дополняющие прежние постановления, и формальные документы, автоматически требуемые положениями Кодекса, именуется Директивами. Они имеют тот же самый статус, что и Мнения.
- (e) **Истолкование.** — Всем решениям должен придаваться самый строгий смысл, и из них нельзя делать никаких других выводов, кроме специально предусмотренных в них.
- (f) **Официальные списки и указатели.** — Названия и работы, принятые или отвергнутые в Мнениях, должны вноситься в соответствующие Официальные списки или указатели, после чего эти Мнения считаются утратившими силу и сохраняют только историческое значение.
- (g) **Пересмотр решений Комиссии конгрессом.** — Конгресс не должен рассматривать предложения изменить или отвергнуть какие-либо решения Комиссии, если Комиссия не будет уведомлена об этом по крайней мере за год (или за такой более короткий срок, на который согласится Комиссия).

63

**Статья 79. Чрезвычайные полномочия.** — Комиссия, опубликовав в соответствии со своим уставом надлежащее извещение, правомочна приостанавливать применение любых положений Кодекса (за исключением положений настоящей и следующей глав), если такое применение в данном частном случае могло бы, по ее суждению, нарушить стабильность и универсальность номенклатуры или привести к путанице. Во избежание этого нарушения и для упрочения стабильной и общепринятой номенклатуры она может, используя свои чрезвычайные полномочия, аннулировать или признать недействительным (невалидным) любое название,

1  
59

обозначение типа или другой опубликованный номенклатурный акт или любую опубликованную работу, а также признать действительными (валидными) или ввести замещающие названия.

(а) **Руководящие принципы.** — Осуществляя свои чрезвычайные полномочия, Комиссия должна руководствоваться следующим: 3

(I) название, изъятое с целью сделать действительным (валидным) то же самое название, опубликованное позднее в другом значении, должно быть изъято как по отношению к закону приоритета, так и по отношению к закону гомонимии;

(II) название, изъятое с целью сделать действительным (валидным) более позднее название, предложенное для того же самого таксона, должно быть изъято по отношению к закону приоритета, но не по отношению к закону гомонимии;

(III) если Комиссия в данном случае отказывается использовать свои чрезвычайные полномочия, то в выпущенном ею Мнении должны быть указаны название (названия), которое следует употреблять в данном случае, и действия (в случае надобности), которые должны быть предприняты.

**Статья 80. Статус вопроса, переданного на рассмотрение.** — Пока вопрос находится на рассмотрении Комиссии, следует поступать, как прежде, вплоть до момента опубликования решения Комиссии. 61

**Статья 81. Ограничения.** — Комиссия не обязана выискивать нарушения Кодекса, пополнять или проверять данные, содержащиеся в заявлениях, представленных на ее рассмотрение, или проявлять инициативу в каких-либо действиях в пределах своей компетенции, хотя она и имеет право по своему усмотрению предпринимать все эти действия.

**Статья 82. Устав и правила процедуры.** — Постановления, касающиеся членства в Комиссии, ее руководящего органа, выборов, процедуры голосования, собраний и других подобных вопросов, содержатся в уставе и правилах процедуры Комиссии. 59

(а) **Поправки к уставу.** — Изменения в уставе могут производиться только конгрессами по предложению

Комиссии тем же путем, что и поправки к Кодексу [ст. 87].

- (b) **Поправки к правилам процедуры.** — Изменения в правилах процедуры могут вноситься Комиссией в порядке, изложенном в ее уставе.

### *XVIII. Постановления, касающиеся настоящего кодекса*

**Статья 83. Название.** — Название настоящих правил и рекомендаций: «**Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV Международным зоологическим конгрессом, Лондон, июль 1958 года**».

**Статья 84. Дата вступления в силу.** — Настоящий Кодекс вступает в силу со дня его опубликования и заменяет с этого дня все предыдущие издания «**Международных правил зоологической номенклатуры**»<sup>50</sup>.

- (a) **Прежние решения, затрагивающие Кодекс.** — Все поправки, затрагивающие Кодекс, принятые конгрессами, предшествовавшими XV конгрессу, теряют свою силу, если только они не подтверждены в настоящем Кодексе и только в принятой здесь форме.

**Статья 85. Язык официальных текстов.** — Французский и английский тексты равносильны по обязательности, смыслу и авторитетности. Если обнаружится какое-либо смысловое расхождение между обоими текстами, вопрос об этом должен быть передан на решение в Комиссию, и ее толкование является окончательным.

**Статья 86. Область применения.** — Положения Кодекса применяются ко всем зоологическим названиям и ко всем работам, опубликованным после 1757 г. и влияющим на зоологическую номенклатуру.

- (a) **Прежние решения Комиссии.** — Ни одно решение, касающееся того или иного названия или какой-либо работы, принятое Комиссией до вступления в силу настоящего Кодекса, не может быть аннулировано без согласия Комиссии.

**Статья 87. Поправки к Кодексу.** Поправки в настоящий Кодекс могут быть внесены только Международным зоологическим конгрессом, действующим по предложению Комиссии, внесенному через секцию по номенклатуре данного конгресса и одобренному последней [ст. 77 и 78a].

62

<sup>50</sup> 6 ноября 1961 г.

## КОММЕНТАРИИ К ПРАВИЛАМ НОМЕНКЛАТУРЫ

Как и в любом своде законов, в Международном кодексе зоологической номенклатуры правила сформулированы очень сжато и без пояснений. Даже опытный специалист иногда сомневается, как интерпретировать правила, а начинающего они нередко приводят в совершенное замешательство. Трудность понимания отдельных положений усугубляется отсутствием четкого изложения основных принципов, соблюдение которых призваны обеспечить отдельные правила. Одно из назначений настоящей главы — заполнить этот пробел. Автор надеется, что приведенные здесь 66 комментариев помогут таксономисту приложить правила к его конкретным проблемам. Он надеется также, что комментарии будут служить не только этой чисто практической цели, но и помогут таксономисту лучше понять номенклатуру в целом. Во всех случаях главное внимание направлено на принципы, а не на их практическое приложение. Эти комментарии последовательно пронумерованы, ссылки на них даны на полях около соответствующих статей Кодекса в гл. 12. В тексте настоящей главы буквы МЛЮ обозначают ссылку на книгу Майра, Линсли и Юзингера «Методы и принципы зоологической систематики» (1953), буквы БЗН — ссылку на «Бюллетень зоологической номенклатуры» («Bulletin of Zoological Nomenclature»); буквы ЗС — ссылку на журнал «Зоологическая систематика» («Systematic Zoology»).

В тех случаях, когда рассматривается применение правил в какой-либо особой ситуации, часто очень полезно обращаться к указателю Кодекса.

### ***13.1. Стабильность***

Указание в преамбуле Кодекса, что «цель настоящего Кодекса обеспечить стабильность», является, вероятно, самым важным положением всех правил номенклатуры. Международный конгресс в Монако в 1913 г. впервые установил принцип (впоследствии многократно подтвержденный), согласно которому, «если в каком-либо отдельном случае стабильность номенклатуры находится под угрозой, то строгое применение Кодекса может быть при точно определенных условиях приостановлено Международной комиссией по зоологической номенклатуре» (преамбула). В подобных случаях каждый зоолог имеет право апеллировать к Комиссии и просить сохранить название, находящееся под угрозой.

Более конкретные положения Кодекса, обеспечивающие стабильность, можно найти в ст. 23b (правило ограничения), 23d (11), 40, 40a (названия семейств), 41 (ошибочно идентифицированные роды), 70a (ошибочно идентифицированный типовой вид) и 79 (чрезвычайные полномочия предпринимать все возможные действия, вплоть до описания неотипов, для обеспечения стабильности). Разумное применение этих положений способствовало стабилизации зоологической номенклатуры и опровержению мнения о том, что таксономисты относятся слишком легкомысленно и безответственно к изменению названий.

Даже если бы все изменения номенклатуры были исключены (13.13) и даже если бы биномиальная система была заменена какой-то иной (13.14), некоторые

изменения названий все же оставались бы неизбежными. Они неизбежны в тех случаях, когда:

1. Несколько видов (например, виды-двойники) имели одно название, пока не был произведен более глубокий анализ.

2. Нескольким внутривидовым фенонам дали названия, считая, что они представляют собой разные виды.

3. Несколько авторов (особенно в разных странах) дали названия одному и тому же таксону независимо друг от друга. Поскольку названия животных составляют часть некоей системы передачи информации, полная стабильность является очевидным идеалом. Неизбежные недостатки таксономического анализа делают невозможным достижение этой цели в настоящее время, но следует приложить все усилия, чтобы свести к минимуму помехи на пути к указанному идеалу.

Я приведу только один пример (Корлис, БЗН, 24, 155—185), иллюстрирующий необходимость стабильности в биологической литературе. В течение 27 лет было опубликовано около 1500 работ по физиологии и т. д. простейшего *pyriforme* с использованием родового названия *Tetrahymena* Furgason 1940. Совершенно очевидно, что замещение этого родового названия в целях соблюдения закона приоритета крайне затруднило бы извлечение информации. Поэтому следует считать вполне оправданной просьбу Корлиса изъять из употребления 10 старших синонимов *Tetrahymena*, которые совершенно не употреблялись или почти не употреблялись в обширной биологической литературе по этому роду.

### 13.2. Свобода мысли в области таксономии

Свобода принимать решения в области таксономии не должна ограничиваться правилами номенклатуры; это аксиома. Но теперь это специально гарантируется в преамбуле, где указывается, что ни одно из положений Кодекса «не ограничивает свободу мыслей или действий в области таксономии». Этот основной принцип применим к частотным ситуациям во всех разделах Кодекса. В применении к ст. 11d он означает, что произвольное помещение одним автором какого-либо названия в синонимнику не должно определять номенклатуру, которую должны использовать другие авторы; в применении к ст. 59b он разрешает зоологу продолжать использовать название, считаемое каким-либо другим автором младшим гононимом; в применении к ст. 64 он разрешает зоологу избирать (в качестве типа нового семейства) тот род, который он считает наиболее типичным или характерным родом этого семейства, «а не обязательно тот род, который несет старейшее название». Это относится также к обозначению типа на уровне рода (ст. 67—69).

В свою очередь таксономические ошибки не должны оказывать влияние на номенклатуру, за исключением тех случаев, когда это специально разрешается Кодексом. Например, ошибочное отнесение какого-либо вида к тому или иному роду не является предложением нового видового названия в данном роде (ст. 49); названия индивидуальных вариантов, которые не образуют таксона, в номенклатуре недействительны (ст. 45с); ошибочное сведение какого-либо названия в синонимнику не делает его недействительным (ст. 17 (I)).

Возможно, что принцип свободы мысли в области таксономии следовало бы распространить и на некоторые другие статьи. Например, положения ст. 64 не относятся к выбору типового рода нового надсемейства, созданного таксономистом путем объединения ряда ранее описанных семейств в один совершенно новый таксон (13.35).

### 13.3. Принцип приоритета

Наибольшие разногласия возникают в номенклатуре в тех случаях, когда одному и тому же таксону было дано два разных названия. Казалось бы, справедливость и здравый смысл диктуют простое решение: преимущество должно

получить то название, которое было дано раньше. Нередко утверждают, что если бы удалось найти самое старое название каждого таксона, то это автоматически привело бы к полной стабильности номенклатуры. Однако этот аргумент, кажущийся столь убедительным, создал большие трудности во многих областях зоологической систематики, и против него энергично возражали выдающиеся зоологи. Чтобы показать, почему здесь возникает разногласия, мы подробно рассмотрим все доводы за и против.

Линней (1753) возвел приоритет в принцип. В афоризме 243 он говорил: «Если родовое название годится, то недопустимо менять его на другое, пусть даже более подходящее». На практике, однако, он постоянно менял названия, вероятно, потому, что считал многие названия не «годными». За это его укоряли друзья. Например, Петер Коллинсон писал ему в 1754 г.: «Но мой дорогой друг, мы, кто восхищается Вами, очень боимся, как бы Вы не внесли путаницу в прекрасную науку ботанику, изменяя хорошие названия». Даже в своих собственных работах Линней изменял названия таксонов от одного издания к другому, и создается впечатление, что для Линнея и его последователей принцип первого ревизирующего (13.4) был в сущности важнее, чем правило приоритета. К счастью, последнее (12-е) линнеевское издание (1766—1767) «Systema Naturae» в течение следующих 50 или более лет считалось его последователями основным справочным руководством, и это значительно способствовало стабильности номенклатуры. Некоторые из последователей Линнея, например Фабрициус среди энтомологов, пользовались не меньшим авторитетом, что также обеспечивало стабильность. По мере того как этот авторитет слабел, а круг зоологов, занимающихся таксономией, расширялся, все чаще случалось, что одному и тому же животному давалось несколько названий. Во время французской революции и наполеоновских войн связи между исследователями были затруднены, и таксономисты в одной стране часто не знали о новых видах и родах, описанных таксономистами в других странах. Столь же или еще более досадным было появление поколения педантов, изменявших все названия, образование которых, по их мнению, не соответствовало правилам латинской или греческой грамматики или не давало точного описания. Если птица называлась *capensis* (в предположении, что она происходит с мыса Доброй Надежды), но оказывалось, что она происходит с Явы, ее переименовывали в *javensis*. Если голубовато-зеленая птица называлась *viridis*, но последующий автор считал ее окраску скорее голубой, нежели зеленой, он переименовывал ее в *caeruleus*. Результатом была номенклатурная путаница, чтоб не сказать анархия.

В конце концов ситуация стала настолько критической, что Британская ассоциация прогресса науки создала комитет для составления свода правил зоологической номенклатуры. Получившийся в результате кодекс (Стрикланд, 1842), часто называемый «кодексом Стрикланда», создал основу для всех последующих кодексов и положил начало стабилизации. Приоритет рассматривался как наилучший метод достижения стабильности, и изменение или замена более раннего названия лишь потому, что оно было неверно образовано или вводило в заблуждение, либо по другим личным, эстетическим или научным причинам было объявлено неправомерным. Из многих опубликованных в то время работ по данному вопросу явствует, что «приоритет», как его понимали авторы этих работ, был *приоритетом использования*, а не *приоритетом опубликования*. Однако приоритет использования субъективен и при составлении последующих кодексов он был заменен приоритетом опубликования с целью достигнуть объективности. К сожалению, выигрывая в объективности, создатели номенклатуры пренебрегли одним из самых важных качеств номенклатуры — стабильностью. В результате переворота, произведенного строгим применением принципа приоритета опубликования, зоологи вскоре начали бунтовать против «приоритета». Еще в 1849 г. Дарвин писал Стрикланду относительно номенклатуры усоногих раков: «... я думаю, что если бы я строго следовал закону приоритета, это принесло бы больше вреда, чем пользы...». К этому убеждению приходило все больше и

больше зоологов. МЛЮ (стр. 242<sup>1</sup>) приводят данные о проценте названий, измененных в различных таксономических группах в связи с законом приоритета.

Несмотря на серьезные возражения против закона приоритета, первый Международный кодекс включал строгое соблюдение приоритета в качестве основного закона. Это положило начало периоду усиленного изучения ранних послелиннеевских зоологических публикаций, приведшего к открытию бесчисленных совершенно забытых названий. Хуже того, незаслуженное внимание обращалось на названия, которые преднамеренно игнорировались современниками вследствие того, что соответствующие описания были слишком скудны для определения, противоречивы или неверны. Это вело к поискам еще уцелевших экземпляров (часто ошибочно называемых «типами»), с которыми работали эти ранние авторы, и вместо того, чтобы заниматься биологическими исследованиями, таксономисты погрузились в библиографическую археологию. Чаще всего такие поиски приводили к открытиям следующих четырех типов: 1) более ранние синонимы; 2) более ранние гомонимы; 3) ранее установленные типы рода; 4) неверно определенные типовые экземпляры. Ни одно из этих открытий не способствовало прогрессу наших знаний о животных или их классификации. Как справедливо сказал Миченер (ЗС, 12; 163, 1963): «В других науках работа людей некомпетентных просто игнорируется, в таксономии же благодаря закону приоритета, она увековечивается».

Вскоре возник протест против неограниченного применения закона приоритета. Опрос, проведенный среди скандинавских зоологов в 1911 г., показал, что только двое были за строгое применение закона приоритета, тогда как 120 были против. Зоологи других стран также высказывались за ограничение закона приоритета, и в 1913 г. в Монако было принято решение о чрезвычайных полномочиях (ст. 79).

Многие зоологи чувствовали, что этого еще недостаточно для защиты установленных привычных названий. Указывалось, что приоритет — лишь средство для достижения цели, а целью является стабильность. Там, где цель (стабильность) и средство (приоритет) вступают в противоречие, преимущество должно быть отдано цели. Чувство раздражения, вызванное строгим применением закона приоритета, хорошо выражено в заявлении группы чикагских таксономистов (Шмидт, 1950):

Вся сложная дискуссия по поводу правила присвоения и «действительности» названий была позором для зоологии и более чем что-либо другое способствовала падению репутации систематики среди зоологов в целом. Любая система, цель которой — постоянство, а не изменение, была бы несравненно предпочтительнее, чем изощренные поиски приоритета, превратившиеся в некую международную игру... Основное требование состоит в том, чтобы в корне изменить позиции. Строгое соблюдение независимо от последствий закона приоритета в качестве руководящего принципа номенклатурных операций должно быть устранено как из мышления систематиков, так и из работы Комиссии. Вместо этого следует уделить должное внимание удобству зоологов вообще и решительно избегать изменений и хаоса путем стабилизации названий и их повседневного использования.

Последующие международные конгрессы (в Копенгагене и в Лондоне) учли эти настроения и ввели в преамбулу важное положение, согласно которому, хотя «приоритет есть основной принцип зоологической номенклатуры, однако при условиях, оговоренных в Кодексе, применение этого принципа может быть ограничено, чтобы сохранить давно принятое название в его привычном значении». Ст. 23 специально рассматривает закон приоритета и исключения.

<sup>1</sup> Здесь и далее даются ссылки на страницы русского перевода книги Майра, Линсли и Юзингера. — *Прим. ред.*

«Если в каком-либо отдельном случае стабильность номенклатуры находится под угрозой, то строгое применение Кодекса может быть при точно определенных условиях приостановлено Международной комиссией по зоологической номенклатуре» (преамбула). Особую важность имеют ограничения закона приоритета, сформулированные в статьях 23b, 23d (II), 41 и 79.

### 13.4. Принцип первого ревизующего

Основной принцип Линнея, которому широко следовали его ученики, состоял в том, что во всех сомнительных случаях в номенклатуре следует занять позицию первого ревизующего. Этот принцип, хотя он и получил применение в практике, почти совершенно игнорировался в проекте Кодекса 1901 г. Он был, однако, включен во многие положения Кодекса 1961 г.

Сам Линней неуклонно становился в позицию первого ревизующего. Совершенно очевидно, что принцип ревизующего был для него важнее, чем принцип приоритета. В позднейших публикациях он вновь и вновь изменял то, что было им сделано в ранних работах, и его ученики и последователи неизменно принимали его последнее решение, а не то, которое обладало приоритетом. Именно поэтому следующие за Линнеем поколения приняли 12-е (1766 г.), а не 10-е (1758) издание «Systema Naturae» в качестве основного справочного руководства. Именно поэтому в течение по крайней мере 100 лет после Линнея типовой вид рода определялся методом исключения, а не методом фиксации. Почти полное пренебрежение принципом первого ревизующего в первом Кодексе зоологической номенклатуры (1901 г.) явилось причиной значительной части изменений названий в первой половине нашего столетия.

Существует множество способов, при помощи которых первый ревизующий может содействовать стабилизации номенклатуры. В случае одновременно опубликованных названий (ст. 24a и рекомендация 24A) он может выбрать название, которое лучше известно, а не то, которое упомянуто на несколько строк или страниц ранее (что не является приоритетом!). Если в оригинальной публикации новое название имеет несколько написаний, ст. 32b позволяет первому ревизующему принять то написание, которое наиболее употребительно. Если в работе, опубликованной до 1931 г., был описан новый род, но не был фиксирован типовой вид, первый ревизующий может выбрать вид, обозначение которого наиболее соответствует интересам стабильности (ст. 69). В случае названия, основанного на серии синтипов, состоящей из экземпляров нескольких видов, первый ревизующий может содействовать стабилизации одним из двух способов (ст. 74a). Он может обозначить как *лектотип* экземпляр, относящийся к виду, к которому данное название всегда прилагалось в прошлом, или, если это название в интересах стабильности лучше изъять, он может обозначить в качестве *лектотипа* экземпляр, принадлежащий к виду, для которого имеется старший синоним (13.56). Наконец, принцип первого ревизующего важен при обозначении и ограничении типовых местностей (13.57).

### 13.5. Сфера действия Кодекса

Кодекс применяется как к ныне живущим, так и к вымершим животным (ст. 1). Если какой-либо ныне живущий вид впервые получил название на основании ископаемого материала, это название действительно также для ныне живущего вида. Если какое-либо родовое название было использовано для ископаемого животного, оно не может быть снова использовано для другого рода ныне живущих животных, и наоборот. Перечни зоологических названий содержат поэтому названия, данные как ныне живущим, так и вымершим животным, чтобы можно было выявить гомонимы.

Существуют, однако, отдельные кодексы ботанической и микробиологической номенклатуры, и ст. 2 Зоологического кодекса рассматривает взаимоотношения

между этими кодексами и статус названий, перемещаемых из одного царства в другое. Знакомство с правилами ботанической номенклатуры важно для авторов, работающих с простейшими.

### **13.6. Приложение названий**

Названия даются только таксонам, а все таксоны представляют собой популяции или совокупности популяций. Следовательно, только популяции получают названия. Индивидуумы получают названия только в качестве представителей популяций. Названия, данные индивидуумам как таковым или фенонам внутри популяции, не имеют официального статуса. «Названия, данные ... инфраподвидовым формам как таковым... не рассматриваются» в зоологической номенклатуре (ст. 1; см. также ст. 45с). Любое название «варьета», опубликованное после 1960 г., является непригодным названием [ст. 45е (II)]. Подобным же образом непригодными являются все названия, данные гипотетическим понятиям, уродливым экземплярам как таковым, или названия, предложенные не для таксономического употребления (ст. 1).

Отсутствие удобной нелинеевской номенклатуры для отдельных экземпляров создает значительные затруднения в палеонтологии, особенно при изучении ископаемого человека. Чтобы иметь возможность ссылаться на те или иные экземпляры, антропологи создали родовое и видовое названия для каждого нового найденного ими экземпляра. Симпсон (1963) показал ошибочность такой практики. Имея дело с индивидуумами, следует принять какую-либо обиходную номенклатуру. Лучше использовать такие названия, как «Олдувей L1» или «Триниль D7», чем набор научных названий, которые подразумевают несуществующий зоологический статус. Это относится и к инфраподвидовым названиям (13.41).

### **13.7. Рекомендации**

В рекомендациях указывается наилучшая процедура, которую следует принять в тех случаях, когда правила строго не применимы. Они обозначены номером статьи, к которой они относятся, а за номером следует соответствующая буква. Согласование с рекомендациями хотя и не обязательно, но весьма желательно.

### **13.8. Важные даты**

Наиболее важные даты в зоологической номенклатуре приводятся на стр. XX Кодекса 1964 г. (стр. XXXII русского издания). Отправной датой для зоологической номенклатуры является 1 января 1758 г., которую принято считать датой опубликования 10-го издания «Systema Naturae» (ст. 3). Единственное исключение — номенклатура пауков, для которой исходной датой считается 1757 г. [Clerck C., 1757, *Aranei suecici* (Svenska Spindler), *Stockholmiae* (см. БЗН, 4, 319)].

### **13.9. Обратная сила**

Одно из основных положений хорошего закона состоит в том, что ни один новый закон не должен иметь обратной силы. Статья, четко устанавливающая этот принцип, была принята Лондонским конгрессом, но исключена редакционным комитетом с одобрения большинства Комиссии. Это привело к некоторым затруднениям, особенно в отношении поправок названий семейств (ст. 29), всеобщего принятия неоправданных поправок (ст. 33), типов замещающих названий (ст. 72d) и восстановления вторичных гомонимов (ст. 59с). См. БЗН, 18, 323 и другие работы.

### 13.10. Народная номенклатура

Народные названия животных и растений существуют во всех языках. Одно из охотничьих племен папуасов, обитающих в горах северо-западной части Новой Гвинеи, имеет 137 различных названий для 138 местных видов птиц. Люди, занимающиеся охотой, обычно лучше знают природу и, следовательно, их таксономическая номенклатура богаче, чем у людей, занимающихся сельским хозяйством, и особенно у жителей городов. Более заметные виды млекопитающих, птиц, рыб и насекомых имеют названия на всех европейских языках. В английском языке многие из так называемых «общеупотребительных» названий имеют англосаксонское происхождение. Названия хорошо известных животных обычно униоминимальны (например, среди птиц: ворон, грач, сойка, сорока, галка, малиновка, дрозд, коноплянка, соловей, куропатка и многие другие, а среди бабочек — белянка, капустница, боярышница и т. д.). В других случаях имеются групповые названия, такие, как медведь, лягушка, дятел, и видовые названия, образованные путем прибавления к этим групповым названиям прилагательного, например, белый медведь, бурый медведь и т. д. Кроме того, существуют полиномиальные названия, такие, как большой пестрый дятел, малый пестрый дятел и т. д. Эти более сложные полиномиальные названия, состоящие из родового названия и эпитета, встречаются во многих местных языках по всему миру.

### 13.11. Научная номенклатура

В средние века международным языком ученых Европы была латынь, и вплоть до XVIII в. большинство научных трудов публиковалось на этом языке. Шведский ученый Линней писал главным образом по-латыни, чтобы сделать свои работы широкодоступными. В «Systema Naturae» он ввел основанную на аристотелевой логике систему научных названий животных и растений, которая 200 лет спустя все еще остается официальной системой зоологической номенклатуры. Линнеевский метод наименования (гл. 4) был превосходно разъяснен Свенсоном (1945) и Кэйном (1958). Важным элементом линнеевской номенклатуры было родовое название, которое всегда состояло из одного слова. Следовавшая за родовым названием *differentia* характеризовала признаки данного вида внутри рода; она могла включать до 12 слов, и ее часто приходилось изменять, если обнаруживались новые виды или новые признаки. Чтобы справиться с этой сложностью и лабильностью, Линней изобрел для каждого вида *тривиальный* эпитет — одно определительное слово, в настоящее время называемое *видовым названием* и, как выяснилось, имеющее огромную практическую ценность. Последующие исследователи отказались от *differentia* и вместе с ней — от аристотелевой логики, но сохранили в качестве научного обозначения вида сочетание родового и видового названия — *биномен* (ст. 5, 6, 11с). Линней в первый раз последовательно применил эту систему к животным в 1758 г., в 10-м издании своей «Systema Naturae».

Между терминами *биномиальная*, *биномиальная* и *бинарная* есть некоторые различия. *Бинарными* называют обозначения, состоящие из названий двух типов. Линнеевское сочетание родового названия и *differentia* было полиномиальным, но бинарным. Номенклатура многих авторов, работавших вскоре после Линнея, например номенклатура Бриссона, была бинарной и включала униоминимальное родовое название. В Кодексе 1961 г. используется только термин «биномиальная номенклатура», хотя и признается, что название подвида — триномен. Биномиальная — это исправленный ранее использовавшийся термин «биномиальная».

### 13.12. Достоинства и недостатки биномиальной номенклатуры

Линнеевская биномиальная номенклатура представляет собой компромисс между аристотелевой логикой и простой системой извлечения информации. Роды, которые принимал Линней, были чрезвычайно обширны и действительно помо-

гали запоминанию. Не только зоолог, но даже образованный дилетант мог запомнить 312 родовых названий, использовавшихся Линнеем для всего животного царства. Таким образом научное название состояло из двух компонентов: родового названия, обозначающего группу и помогавшего запоминанию, и видового названия, подчеркивавшего обособленность и уникальность.

Со времени Линнея эта система в значительной мере утратила свою полезность. Разнообразие организмов значительно больше, чем мог себе представить Линней. Общее число выделяемых в настоящее время родов животных, вероятно, превосходит 50 000. Родовое название теперь мало что говорит зоологу, если не считать нескольких популярных групп животных; это название превратилось в инструмент специалиста. Уменьшению полезности родового названия способствовало также крайнее дробление родов, столь распространенное во многих областях зоологической систематики (10.5).

### 13.13. Изменение названия

Наибольший недостаток биномиальной системы заключается в ее крайней нестабильности. Каждое изменение границ рода или перемещение некоторого вида из одного рода в другой ведет к изменению одного или нескольких научных названий. Роды дробят, роды объединяют, а виды часто перемещают из одного рода в другой. Например, большинство тритонов одно время относили к роду *Triturus*. Впоследствии было обнаружено, что этот так называемый род в действительности представляет собой в значительной мере искусственную совокупность чрезвычайно различных форм тритонов. Бывший *Triturus viridescens* превратился в *Notophthalmus viridescens*, а *Triturus rivulosus* — в *Taricha rivulosa*. Понятно, что зоологи, которые долгое время использовали эти виды для эмбриологических исследований, были недовольны, когда название их экспериментального материала вдруг изменилось. Одина ревизия группы пчел трибы *Paracolletini* привела к изменению 288 из 332 биноменов и, что еще хуже, к необходимости переименовать 16 видов из-за вторичной гомонимии (Миченер, 1964). В этих примерах мы сталкиваемся не с последствиями излишнего дробления или какого-либо произвола, а с серьезной слабостью всей системы биномиальной номенклатуры. Поэтому все чаще задается вопрос, не изжила ли себя эта система.

### 13.14. Иные системы номенклатуры

Различные способы, которые предлагались, чтобы преодолеть затруднения, упомянутые в разд. 13.13, можно разделить на две группы. Херрера (1899) и другие авторы в XIX и в начале XX в. предлагали добавлять к родовым названиям различные префиксы и суффиксы, которые бы указывали, к какому отряду или классу животных принадлежит данный род. Например, предлагалось модифицировать родовое название так, чтобы начальные буквы указывали класс и отряд, а окончание — подцарство (*us* соответствует *Vertebrata*, *a* — *Invertebrata*, *ut* — *Protozoa*). Так, название *Papilio* превращалось в *Ylrapilia* (*Y* соответствует *Insecta*, *l* — *Lepidoptera*). Был опубликован ряд других предложений, имевших целью облегчить быстрое определение места данного родового названия в системе животных.

Более радикальные предложения предусматривают замену биномиализма униномиализмом. Например, Миченер (1964) предлагает навсегда сохранять первоначальное научное название нового вида в застывшей форме, связав родовое и видовое названия дефисом. Недостаток этого предложения состоит в том, что все ранние ошибки при этом увековечиваются. Так, *Leioproctus jenseni*, пчела из семейства *Colletidae*, должна была бы числиться под своим первоначальным названием, *Nomia-jenseni*, хотя *Nomia* — род, относящийся к другому семейству (*Halictidae*). Значительная часть названий, предложенных в какой-либо плохо

изученной группе по мере совершенствования представлений об этой группе, вероятно, лишь создавала бы затруднения. Очевидное достоинство этой системы состоит в том, что любое название всегда остается неизменным, независимо ни от каких таксономических перемещений. Кроме того, Миченер очень наглядно показал, что таксономисты оказывают молчаливое сопротивление многим усовершенствованиям классификации, если считают, что последние могут создать беспорядок в номенклатуре. Орнитологи Северной Америки, например, давно понимают, что роды *Dendroica* (1842) и *Parula* (1838) неразделимы. Однако род *Dendroica*, объединяющий более 25 видов, столь хорошо известен, что никто не осмеливается числить эти виды под более старым названием *Parula*, особенно потому, что это название в свою очередь может оказаться синонимом еще более старого названия *Vermivora*.

В повседневной зоологической номенклатуре научное название выполняет две функции: функцию ярлыка (или своего рода удостоверения личности) и, будучи бинаминальным, функцию классификационного приема. У Линнея эти две функции не вступали в противоречие. В соответствии со своей эссенциалистской концепцией рода он считал, что если данный вид был правильно определен до рода, то вероятность изменения названия этого вида когда-нибудь в будущем очень мала. Кроме того, число таксономистов в то время было столь невелико, что Линней и его коллеги не предвидели никаких затруднений в связи с синонимией. Оба допущения оказались неверными, и результатом явилась катастрофическая нестабильность линнеевской системы номенклатуры.

Сейчас слышится все больше и больше голосов, рекомендующих либо разделить две функции номенклатуры, либо выражать их при помощи чисел, либо сочетать то и другое. Вместо биннома можно было бы иметь порядковый идентификационный номер (например, 968-1, 968-2) для всех видов, описанных в 1968 г., с тем чтобы нумерация производилась в каком-то едином международном центре. Для того чтобы облегчить извлечение информации, было бы также желательно иметь числовую схему иерархии высших таксонов, к которым можно было бы относить при классификации данный вид. Подобные предложения делались различными авторами, например Халлом (1966) и Буллисом и Роэ (1967). В связи с постоянно растущей необходимостью облегчить извлечение информации и составление программ для вычислительных машин вряд ли можно сомневаться, что таксономистам рано или поздно придется принять какую-то униминальную систему. Эта система, вероятно, будет существовать, по крайней мере вначале, бок о бок с линнеевской номенклатурой, но в конце концов может ее заменить. Очевидно, нам нужна система идентификационных символов для видов, которой могли бы пользоваться неспециалисты и которая допускала бы применение автоматических устройств для извлечения информации. Однако все числовые системы, предложенные до сих пор, не в состоянии справиться с трудностями, возникающими вследствие открытия новых таксонов и неизбежно продолжающихся изменений классификации.

### 13.15. Критерии опубликования

Никакая операция в номенклатуре не становится действительной, пока она не отражена в публикации. Что считается опубликованием, поясняется в ст. 8, а что не считается — в ст. 9. В XVIII и в начале XIX в. многие авторы полагали, что они могут сделать название пригодным, приведя его на этикетках экземпляров в своих коллекциях или демонстрируя такие экземпляры на научных заседаниях. Кодекс совершенно недвусмысленно требует опубликования типографским способом, обеспечивающим получение многочисленных тождественных копий. Такие способы, как мимеография, не отвергаются Кодексом совершенно, но большинство зоологов считает их неподходящими для номенклатурных публикаций.

Редакторы научных журналов, если они разрешают публикацию новых названий таксонов, должны быть знакомы с соответствующими положениями Кодекса. Корлис (1962) совершенно справедливо указывал:

Мне кажется, что если бы редакторы проявляли несколько больше инициативы... это значительно сократило бы число неверных названий, требующих в настоящее время обязательного исправления, избавило бы от сотен неуместных и нежелательных названий в литературе, которые не могут быть изменены, от бесчисленных неверно цитированных дат и указаний авторства, ошибочных сочетаний, дублированных публикаций нового названия как нового, от множества неточных и неполных библиографических ссылок, имеющих таксономическое и номенклатурное значение.

Ни один автор ни в каком случае не должен представлять описание нового таксона одновременно в несколько журналов. Это неизбежно порождает затруднения в датировании и в синонимии.

### 13.16. Концепция пригодности

Для того чтобы считаться пригодным, название должно быть опубликовано способом, соответствующим требованиям, подробно изложенным в ст. 8—20. Термин *пригодное* (available) используется в Кодексе в значении «законное» (legitimate) или, как говорят ботаники, «действительно обнародованное» (effectively published). Название может быть «пригодным» в техническом смысле, даже если как младший первичный гомоним оно автоматически недействительно в момент опубликования (ст. 53, 59a). Крайне важно ясно понимать разницу между *пригодным* (available) и *действительным* (valid). Одно из основных достижений Кодекса 1961 г. заключается в четком разграничении этих понятий. Чтобы использовать название таксона, следует убедиться, что оно пригодно (надлежащим образом опубликовано), а также действительно (не преокупировано старшим синонимом или гомонимом).

Опубликованное название, не соответствующее условиям пригодности, обычно называют *потеп pidum*, особенно если оно не соответствует условиям ст. 12—16. *Notep pidum* не имеет статуса в зоологической номенклатуре, и его лучше никогда не регистрировать, даже в синонимике. Всегда имеется опасность, что подобное упоминание в перечне будет воспринято как указание в смысле ст. 16 и, таким образом, непреднамеренно сделает пригодным название, приведенное в рукописи.

### 13.17. Типы названий

Помимо пригодных названий и *potina pida*, в Кодексе прямо выделяются или подразумеваются несколько других типов названий. Долиннеевские названия, т. е. названия, опубликованные до 1 января 1758 г., не имеют статуса. *Notep dubium* — это пригодное название, которое нельзя отнести к какому-либо определенному таксону вследствие недостатков оригинального диагноза или типового материала. Поскольку большая часть *potina dubia* представляет потенциальную угрозу действительности общепринятых названий, зоологи часто обращаются в Комиссию с просьбой включить такие названия в официальный указатель отвергнутых названий. Относительно *potina oblita* см. разд. 13.24 (Правило ограничения). Названия, которые следует исключить из зоологической номенклатуры, указаны в ст. 1. Наконец, отвергнутые названия включаются в официальные указатели отвергнутых названий, публикуемые Комиссией (13.63).

### 13.18. Опубликование в синонимике

Ст. 11d устанавливает, что название, впервые опубликованное в качестве синонима, не становится тем самым пригодным. Это мудрое и важное положение. Многие составители списков названий имели привычку вводить в синони-

мику названия, данные в рукописях. Их таксономические суждения часто бывали ошибочны, так что они вносили название из рукописи в синонимическую форму, к которому это название не принадлежало. Большую часть этих названий в конце концов сделали пригодными посредством соответствующего опубликования, после чего они стали общепринятыми в качестве названий таксонов, к которым они действительно относятся. Рассматривать такие названия как преокупированные в результате ошибочной синонимизации — значило бы нарушить гарантию таксономической свободы (13.2). Любое пригодное название можно поместить в синонимическую форму или изъять из нее, и это не оказывает постоянного влияния на пригодность или действительность других названий [ст. 17 (1)]. Помещение названия в синонимическую форму — операция таксономическая; она является номенклатурной операцией лишь постольку, поскольку таксономическое решение считается правильным. Однако если название, впервые опубликованное как синоним, считалось (всеми) до 1961 г. пригодным, такое название будет считаться пригодным со своими первоначальными датой и автором и будет либо принято как название некоего таксона, либо использовано как старший гомоним (ст. 11d в издании 1964 г.).

### **13.19. Дифференциальный диагноз**

В Кодексе 1901 г. указывалось, что пригодным может считаться только такое название, которое сопровождается описанием, определением или указанием. Однако, несмотря на это, было опубликовано столь много слабых и лишённых смысла так называемых описаний, что Международный конгресс в Будапеште в 1927 г. принял положение, согласно которому в будущем (после 1930 г.) названия следовало сопровождать дифференциальным диагнозом. Поскольку невозможно доказать, что какое-то описание может считаться дифференциальным диагнозом, это положение было модифицировано в Кодексе 1961 г. [ст. 13a (1)], и принято, что название должно «сопровождаться описанием, цель которого выделить признаки, отличающие данный таксон» и т. д. Однако прямого сравнения с другим конкретным таксоном (дифференциального диагноза) не требуется.

Хорошие таксономисты не только выполняют это минимальное требование, но и тщательно описывают и иллюстрируют диагностические различия между вновь предложенным таксоном и ближайшей(ими) родственной(ыми) формой(ами). Если эта родственная форма является малоизвестным видом, то следует также указать признаки, которые отличают новый вид от одного из хорошо известных или обычных видов. То же самое относится к новым родам и новым подвидам. Таким образом, прямое сравнение не входит в обязательные требования Кодекса, но добросовестный работник, который пользуется уважением себе подобных, старается провести такое сравнение.

### **13.20. Указание**

Различные условия, определяющие соответствие требованиям, предъявляемым к «указанию» в смысле ст. 12, перечислены в ст. 16a, а что не считается указанием — объясняется в ст. 16b. Важно подчеркнуть, что упоминание народного названия или типовой местности недостаточно, чтобы сделать название пригодным. Многие указания, достаточные для того, чтобы обеспечить пригодность названия, опубликованного до 1931 г. (ст. 12), теперь уже недостаточны (ст. 13—15).

### **13.21. Названия, данные гибридам**

Гибриды — это, как правило, особи, а не популяции, а следовательно, не являются таксонами. В ст. 1 ясно указывается, что название, данное гибриду как таковому, непригодно. В ст. 17 (2) отмечается, что название, данное живот-

ному, позднее оказавшемуся гибридом, остается пригодным только с точки зрения гомонимии, но (как было пояснено Международным конгрессом в Вашингтоне) не с точки зрения синонимии. (Соответствующая Декларация находится в стадии подготовки). Название, данное межвидовому гибриду, не может быть применено ни к одному из родительских видов.

В Кодексе не указывается, что делать с названиями, данными экземплярам, взятым из гибридных популяций. Рекомендуется, чтобы ст. 17 (2) применялась к случаям гибридизации между двумя видами, но чтобы такое название считалось пригодным как с точки зрения гомонимии, так и с точки зрения синонимии в случае интерградирующих популяций между подвидами. Такие популяции обычно в высшей степени изменчивы, и если промежуточная популяция не выделяется в качестве самостоятельного подвида, название, данное одной из особей этой популяции, может, если оно подходящее, быть применено к наиболее сходному из двух смежных подвигов.

### 13.22. Дата опубликования

Положения, относящиеся к этому вопросу, ясно сформулированы в ст. 21. Дата опубликования — это дата, когда публикация была разослана подписчикам, выпущена в продажу или, если все издание распределяется бесплатно, разослана учреждениям и лицам, которым оно обычно рассылается. Журналы иногда рассылаются подписчикам на несколько недель или даже месяцев позже той даты, которая отпечатана на обложке. В этих случаях правильной считается дата рассылки, а не напечатанная дата. (О публикациях см. также ст. 8 и 9.)

Еще больше путаницы вносят серийные публикации, которые печатаются частями иногда на протяжении 20—30 лет. Каждая часть такой публикации имеет отдельную дату опубликования, соответствующую той дате, когда эта часть была фактически разослана. При выяснении действительных дат опубликования периодических изданий и серий неocenim „Journal of the Society for the Bibliography of Natural History“ (начиная с тома I, 1936).

### 13.23. Действительность (валидность)

Действительность (validity) — термин, характеризующий права названий по отношению к гомонимам и синонимам. *Синонимы* — это различные названия для одного и того же предмета. Синоним, опубликованный раньше всех других, считается старшим синонимом; все позднейшие синонимы являются младшими. Название становится старшим синонимом в тот момент, когда второе название того же таксона становится пригодным.

Различают два типа синонимов. Один тип — это названия, которые объективно относятся к одному и тому же предмету, как, например, новое название и замещаемое название, предположительно являющееся преокупированным, или названия, основанные на одном и том же экземпляре или иллюстрации. Такие синонимы называются *объективными*. Другой тип — это названия, основанные на разном типовом материале. Таксономисты тем не менее могут решить, что эти названия относятся к одному и тому же таксону. Такие синонимы называются *субъективными*. Например, объединитель родов может рассматривать как синонимы определенные родовые названия, которые дробитель считал бы действительными.

Неправильные написания названий (ст. 33b) не считаются синонимами. В любое данное время только одно название может быть действительным названием некоторого таксона. Обычно это старейшее пригодное название, не преокупированное старшим синонимом или гомонимом и не изъятое из употребления Комиссией в интересах стабильности номенклатуры. Эти положения ясно определены в ст. 23. Изъятие из употребления, произведенное Комиссией, превращает ранее действительное название в недействительное.

Иногда неверно понимается одно положение, относящееся к определению старшинства среди равнозначных таксонов (ст. 23е (III) и 47b). Если обнаружено, что название какого-либо политипического вида действительно, оно заменяется следующим старейшим названием, данным любому подвиду этого вида, а не обязательно замещающим прежним названием номинативного подвида. Это относится также к замещению названия рода, состоящего из нескольких подродов (ст. 44b). В отношении семейств положение иное (13.36).

### 13.24. Правило ограничения

Чтобы придать конкретность положению преамбулы, относящемуся к тем отдельным случаям, когда «стабильность номенклатуры находится под угрозой», конгрессы в Копенгагене и в Лондоне приняли правило ограничения, сформулированное в ст. 23b. Правила ограничения в законах имеются почти всегда. Требования, чтобы закону приоритета был поставлен предел, выдвигались в таксономии давно. Когда орнитолог Коуэс в 1880 г. обнаружил, что хорошо известное название странствующего голубя *Ectopistes migratorius* находится под угрозой, он писал: «Стоит ли производить это изменение? Случаи, подобные этому, заставляют желать, чтобы в нашей номенклатуре существовал какой-то закон ограничения, который бы устанавливал, что название, не вызвавшее сомнений в течение, скажем, 50 или 100 лет, приобретало бы затем неоспоримое право на признание». Этому предназначена служить ст. 23b.

Эта статья автоматически берет под защиту названия, которые использовались, не вызывая сомнений, в течение по крайней мере 50 лет. Если по окончании такого 50-летнего периода открыт старший синоним, который никогда не использовался в течение этого периода, такой синоним следует считать забытым названием (*nomen oblitum*).

Ст. 23b плохо сформулирована, и это одна из причин, почему она подвергалась широкой критике. Вместо того чтобы подчеркивать основное назначение правила — автоматическую защиту хорошо устоявшихся и общепринятых младших названий, в статье основное внимание обращено на изъятие из употребления неиспользуемых более старых названий (что является лишь способом достижения основной цели). В статье не дается четкого определения терминам «неупотреблявшееся» (*unused*) и «широко употреблявшееся» (*widely used*), а некоторые зоологи даже неверно истолковали определение 50-летнего периода, который в действительности является 50-летним периодом, непосредственно предшествующим вторичному открытию старшего синонима.

Ввиду этих трудностей Зоологический конгресс в Вашингтоне дал Комиссии инструкцию «подготовить Декларацию, истолковывающую статью 23b». Председатель Комиссии назначил комитет, который в настоящее время рассматривает каждое отдельное положение, чтобы определить: 1) пригодно ли оно для работы; 2) следует ли заменить его лучшим вариантом и 3) какую принять формулировку, чтобы исключить возможность недоразумений. Доклад этого комитета будет в конце концов поставлен на голосование всей Комиссии, так что Комиссия сможет выполнить свою задачу. Например, в Декларации может быть указано, как предлагалось на Вашингтонском конгрессе, что младшее название, для того чтобы заслуживать защиты, должно быть употреблено по крайней мере 10 раз и по крайней мере двумя авторами в течение указанных 50 лет. Такое положение значительно помогло бы зоологам, работающим по мало изучаемым группам, для которых выгоды статьи 23b сомнительны.

Вполне справедливо рекомендуется термин «употреблявшееся» истолковывать строго, с тем чтобы он означал только использование в первичной зоологической литературе (так называется литература, в которой названия действительно применяются к определенному зоологическому объекту). Отчет о коллекции, список фауны, любая зоологическая или физиологическая статья, любой учебник — все эти публикации первичны. Все, что не относится к зоологическим объектам, а представляет собой лишь каталог названий, не содержащий сведе-

ний о диагностике или о распространении, не считается первичной зоологической литературой. Соответственно простое перечисление названий в синонимике или в библиографической публикации, подобной «Zoological Record» или «Biological Abstracts», или любого рода указатель названий не считается первичной зоологической литературой. Что касается каталогов и справочных списков, то вопрос о том, считать их первичными или нет, следует решать в каждом отдельном случае. Некоторые справочные списки, такие, как «American Ornithologists Union Checklist», представляют собой критические обзоры, относящиеся к зоологическим объектам. Другие так называемые справочные списки — это не что иное, как не критические компиляции названий, взятых из «Zoological Record» или других библиографических источников. В сомнительных случаях автор должен руководствоваться духом преамбулы. Во всех случаях, когда это не угрожает стабильности, рекомендуется строго придерживаться закона приоритета.

Главная цель ст. 23b состоит в том, чтобы предотвратить воскрешение давно забытых названия и замену им хорошо известного, как обычно случалось, пока этого правила не было. Существует много групп организмов, названия видов которых ежегодно упоминаются в нескольких сотнях публикаций. Кроме того, многие из этих публикаций, такие, как полевые определители, учебники зоологии и литература по эмбриологии и здравоохранению, распространены в тысячах экземпляров. В прошлом не было ничего, что служило бы автоматической защитой для таких названий. Когда библиограф эксгумировал какое-нибудь давно забытое название, все тяготы по сохранению хорошо известного названия ложились на плечи зоолога. К тому времени, когда Комиссия могла вынести свое определение — а в периоды нарушения международных связей это происходило иногда с опозданием на 10 и более лет — замещающее название становилось достаточно привычным и создавалась практически неразрешимая ситуация. Ст. 23b обеспечивает автоматическую защиту тем названиям, которые были общеупотребительными в течение более чем 50 лет, не лишая названий в мало изучаемых таксонах их прав.

Самая большая трудность, с которой Комиссия сталкивается при подготовке своей разъясняющей Декларации, — это необходимость выработать формулировку, одинаково приемлемую для зоологов, работающих с животными, по которым публикуется очень много литературы (например, млекопитающие, птицы, бабочки, переносчики заболеваний), и для зоологов, работающих с группами, по которым обычно имеется лишь по одному специалисту в течение каждых 30—50 лет и названия которых очень редко упоминаются в первичной литературе. Можно надеяться, что принципы, изложенные в преамбуле, приведут Комиссию к какой-то приемлемой компромиссу.

### 1325. Объединенные и разделенные таксоны

Таксону, образованному путем объединения двух или более таксонов, дается старейшее из действительных названий вошедших в него таксонов (ст. 23d (I), 23e; см также ст. 67k). В случае названий семейств строгим применением закона приоритета можно пренебречь (ст. 23d (II); см. 13.33).

Если таксон разделяется, его действительное название должно быть сохранено за одним из компонентов. Это правило применяется в равной мере на уровне семейства (ст. 37), рода (ст. 44) и вида (ст. 47). Например, если вид разделяется на несколько подвидов, подвид, содержащий топонимическую популяцию, становится номинативным подвидом, и его подвидовое название совпадает с видовым.

Линней описал краснокрылого дрозда (*Agelaius phoeniceus*) на основании рисунка в Кэтсби и описаний из Южной Каролины. Таким образом, Южная Каролина была обозначена как типовая местность. Когда этот вид был разделен на несколько подвидов, подвид из восточной части Северной Америки (включая Южную Каролину) автоматически превратился в номинативный подвид, а именно *Agelaius phoeniceus* (Linnaeus).

Иногда авторы создают синонимы из-за того, что игнорируют это правило. Например, Тинеман (1938) обнаружил, что хорошо известный вид турбеллярий *Planaria alpina* состоит из двух подвидов. Северный подвид (Северная Германия, Скандинавия) он назвал *septentrionalis*, а южный (Альпы) — *meridionalis*. Поскольку вид был первоначально описан из Скандинавии и из Альп, очевидно, что либо *meridionalis*, либо *septentrionalis* — синоним иоинативного подвида *P. alpina*, типовую местность которого следует ограничить одной из этих двух областей.

Если некоторый род разделяется на несколько родов, один из новых родов должен носить название первоначального неразделенного рода. По традиции этот метод считается также предпочтительным в случае высших таксонов (13.34).

### 13.26. Предшествование в строках или в страницах

Если два названия одного и того же таксона опубликованы в одной и той же работе, они считаются «опубликованными одновременно» (ст. 24а). Одно из этих названий может быть напечатано на несколько строк или страниц раньше другого, но приоритет определяется действиями первого ревизирующего (13.4). Первый ревизирующий должен обратить серьезное внимание на рекомендацию 24а и «выбрать то название, которое лучше всего обеспечивает стабильность и универсальность номенклатуры». Почти всегда одно из двух конкурирующих названий лучше известно, основано на лучшем описании, на лучшем типовом материале, на фенотипе взрослого организма, а не на фенотипе неполовозрелых стадий или имеет какое-либо другое номенклатурное преимущество. Именно это название должно выбрать первый ревизирующий. Хронологический приоритет в случае одновременной публикации не затрагивается, он заменяется *приоритетом по назначению (designated priority)*. То же относится к одновременным публикациям в разных работах (также ст. 24а).

### 13.27. Следы деятельности животного

До 1931 г. описание следов деятельности животного, например его галлов, считалось действительным указанием [ст. 16а (VIII), 24b (III)]. После 31 декабря 1930 г. название не может стать пригодным, если оно не удовлетворяет положениям ст. 13а, т. е. не сопровождается описанием, в котором сделана попытка «выделить признаки, отличающие данный таксон» от ближайших родственных форм.

### 13.28. Образование названий

Обязательные условия, которые должны соблюдаться при образовании зоологических названий, определены в ст. 26—30. Поскольку название должно быть или латинским, или латинизированным, или, по крайней мере, должно быть составлено так, чтобы с ним можно было поступать как с латинским словом (ст. 11b), для зоолога чрезвычайно важно ознакомиться с правилами, определяющими транслитерацию и латинизацию слов. Три приложения (B, C, D) к Кодексу специально посвящены этим вопросам. Они не являются обязательными положениями, а имеют тот же статус, что и рекомендации. Все еще полезны некоторые старые работы<sup>1</sup>; см. также Браун (1954).

<sup>1</sup> Например, W. Miller, 1898, Calif. Acad. Sci., (3), 1; F. E. Clements, 1902, Univ. Studies, Nebraska, 3, N 1.

В приложении В (Кодекс, стр. 55—58) рассматривается транслитерация и латинизация греческих слов. В приложении С (Кодекс, стр. 58—59) — латинизация географических названий и имен собственных, тогда как в приложении D (Кодекс, стр. 59—76) даются общие рекомендации относительно образования названий. Каждый зоолог, намеревающийся предложить новое название для какого-либо таксона, должен внимательно прочитать эти рекомендации.

Следует подчеркнуть несколько моментов. Рекомендуются избегать сложных, длинных и трудных для произношения названий. Хороший обычай — предлагать только такие новые родовые названия, которые отличаются от любого из старых, уже существующих родовых названий более чем на одну букву и не одним только окончанием. Крайне неразумно при описании нового вида выбирать видовое название, уже использованное в родственном роде. Такое название стало бы гомонимом, если бы кто-то из последующих авторов объединил эти роды. Например, такие названия, как *africanus*, *robustus*, *capensis* и т. д., многократно давались близкородственным гоминидам, которых последующие авторы вполне могли поместить в род *Homo*. Простейшим надо давать такие названия, которые были бы действительными также и в соответствии с ботаническими правилами.

Если сложное слово оканчивается существительным, с ним нельзя обращаться как с прилагательным. Слова, подобные *longicauda*, *melanogaster* или *albipectus*, в которых окончание — существительное, нельзя изменять при перенесении в другой род, имеющий название иного грамматического рода.

Составные названия должны писаться слитно, без дефиса (ст. 26), с одним исключением (ст. 26с).

### 13.29. Диакритические знаки

Диакритические знаки, апострофы или дизрезы, не должны употребляться в зоологическом названии и должны опускаться в названиях, первоначально опубликованных с такими знаками (ст. 27). Единственным исключением является немецкий знак «умлаут», который опускается у гласной, а после этой гласной вставляется буква «е» [ст. 32с (I)]. Таким образом, ä, ö, ü превращаются в ae, oe, ue.

### 13.30. Основа названия семейства

Названия группы семейства образуются путем прибавления предписанных окончаний (-idae, -inae) к основе названия типового рода (ст. 29).

В Кодексе 1901 г. не указывалось, как должна определяться основа, и многие названия семейств образовывались таким образом, что получались эвфонические сочетания. В Кодексе 1961 г. указывается (ст. 29а), что «основу находят, отбрасывая окончание родительного падежа единственного числа». Если придать этому положению обратную силу, то оно приведет к изменению названий некоторых хорошо известных семейств. Например, семейство палочников, почти всегда называемое в зоологических книгах Phlasmidae, придется называть Phlasmatidae.

### 13.31. Грамматический род родовых названий

Если видовое название выражено прилагательным в именительном падеже единственного числа, оно должно согласовываться в грамматическом роде с родовым названием. Чтобы верно применять это правило, зоолог должен понимать, как определяется род существительных латинского, греческого или неклассического происхождения. Соответствующие правила даны в ст. 30. Для этого могут

оказаться полезными различные справочники научных названий и необходимы греческие и латинские словари (см. также приложения В, С, D).

Латинская и греческая грамматики полны подводных камней. Латинское существительное, оканчивающееся на *-us*, совершенно не обязательно относится ко второму склонению и имеет мужской род; оно может быть женского рода, как, например *domus*, или среднего рода, как *pectus*. Латинизированное греческое слово принимает род, соответствующий его латинскому окончанию [см. примеры к ст. 30а (I) (3)].

Зоолог, предлагающий новое название родовой группы, должен указать этимологию и грамматический род нового названия (приложение Е, 16).

### 13.32. Первоначальное написание и поправка

Одним из бедствий номенклатуры всегда была привычка зоологов «исправлять» названия, предложенные другими авторами. В ст. 32 четко указывается, что первоначальное написание следует сохранять, за исключением некоторых особых случаев. К таким случаям относится наличие в первоначальной публикации явной непреднамеренной ошибки, такой, как описка, ошибка переписчика или типографская опечатка. Другого рода ошибки, такие, как неправильная транслитерация, неверная латинизация и использование несоответствующей соединительной гласной, не следует считать непреднамеренными ошибками.

Это положение вызвало суровую критику со стороны тех, кто получил классическое образование. Однако нельзя забывать, что все меньше и меньше зоологов получают такое образование, что смысл зоологической номенклатуры со времен Линнея изменился. В то время это был латинский язык, а сейчас научные названия представляют собой по существу произвольные комбинации букв, которые служат ярлыками для таксонов. Многие названия видов вводят в заблуждение, но этому не следует придавать значения, учитывая современное назначение номенклатуры. Изменение названия *Australopithecus* на *Australanthropus* только потому, что кто-то считает эту ископаемую форму гоминид более родственной человеку, чем антропоидам, противоречит современному назначению номенклатуры и Кодекса.

Хотя ст. 32 запрещает какие-либо исправления грамматических ошибок в родовых и видовых названиях, за исключением тех, которые касаются формы (ст. 26—28, 30), в ней [ст. 32а (III)] указывается, что поправки в основе названий семейств обязательны, что представляется совершенно непоследовательным.

Неправильное первоначальное написание, как определяется в ст. 32с, должно исправляться всякий раз, как оно обнаруживается. Неправильное написание не имеет отдельного статуса в номенклатуре. Это относится также к неправильным последующим написаниям (33b), т. е. к любой непреднамеренной ошибке в написании названия.

Всякое явно преднамеренное изменение первоначального написания есть «поправка». Если эта поправка не оправдана положениями ст. 32, ее следует рассматривать как «неоправданную поправку» [33а (II)]. Неоправданная поправка имеет статус нового названия со своими собственными датой и автором и считается младшим объективным синонимом исходного названия в его первоначальном написании. Оно пригодно в качестве замещающего названия в случае, если название в первоначальном написании окажется недействительным вследствие гомонимии.

### 13.33. Названия семейств

Названия таксонов выше родового ранга всегда униномиальны и стоят во множественном числе. Положения, относящиеся к названиям группы семейства, приводятся в ст. 11е, 23d, 29, 35—41, 63—65. Чтобы избежать граммати-

ческих ошибок, следует помнить, что эти названия стоят во множественном числе. Можно сказать: «Семейство Fringillidae — самое большое семейство певчих птиц», но следует говорить: «Fringillidae наиболее многочисленны...». То же самое относится к названиям отрядов, классов и других высших таксонов.

Линней не использовал категорию семейства, но вскоре после того, как в 80-х и 90-х годах XVIII в. эта категория была введена французскими зоологами, она стала общепринятой. Первые кодексы, однако, содержали относительно мало положений, касающихся названий семейств.

Автор, предлагающий новый таксон ранга семейства, располагает таксономической свободой выбрать род, который он считает центральным («наиболее типичным») для нового таксона. Старшинство названия типового рода не имеет значения. Положения, касающиеся образования названий семейств, даны в ст. 29.

В Кодексе 1961 г. вводится ограниченный приоритет в отношении названий семейств, что является результатом решения, принятого конгрессом в Копенгагене. Однако, поскольку названия семейств широко используются в зоологии даже неспециалистами, стабильность на уровне семейств еще более важна, чем на уровне рода и вида. Поэтому в Кодексе предусмотрены две важные стабилизирующие меры. В ст. 23d (II) указывается, что: «если зоолог заметит, что строгое применение закона приоритета к двум или нескольким синонимичным названиям группы семейства противоречит общепринятому употреблению», то он должен просить Комиссию решить, какое название следует принимать.

Удовлетворительных указателей, в которых перечислялись бы даты и авторы названий категории семейства, не существует. До 1900 г. (ст. 11e) стандартные окончания для названий семейств были не обязательны, но теперь они стали обязательными (ст. 29). В группах, изучение которых начато сравнительно недавно, по которым опубликовано мало литературы и имеется мало специалистов, обычно нетрудно установить авторство и первоначальные даты названий группы семейства. В группах с большой литературой и длительной историей, таких, как млекопитающие и птицы, практически невозможно установить первоначальную дату публикации для старых, ставших традиционными названий. Это создавало бесчисленные затруднения. Большинство специалистов согласится с Майерсом и Левитаном (1962), которые указывают: «Распространение закона приоритета на названия семейств приведет к тому, что зоологи запутаются в старых названиях групп, относительно которых нередко нельзя даже решить, имеют ли они ранг семейства (или какой-либо другой)». Надо будет найти некоторые смягчающие положения, возможно в плане предложений Брэдли (ЗС, 11, 178—179, 1962), чтобы облегчить занесение названий семейств в официальный список.

Другие положения, способствующие стабильности, относятся к изменению названий в типовом роде. Название таксона в группе семейства должно быть образовано от основы (13.30) названия типового рода (ст. 29). Типом таксона в ранге семейства является зоологический объект, определяемый названием типового рода. Однако в интересах стабильности не следует изменять название семейства каждый раз, когда изменяется широко используемое название типового рода. Типом семейства, как указывалось, является зоологический объект, а не название. Действительность названия семейства и действительность названия типового рода независимы друг от друга (ст. 40). Название семейства образуется тавтономически от названий типовых родов, и ст. 40 лишь узаконивает то, что всегда считалось справедливым в отношении родовых названий, тавтономически образованных от видовых. Родовые названия точно так же никогда не изменяются, если видовые названия, использованные при их образовании, теряют свою ценность.

Если зоолог обнаруживает, что название типового рода некоторого семейства находится под угрозой вследствие наличия старшего синонима, вполне естественно, что он может пожелать обратить внимание Комиссии на эту ситуацию. Иногда целесообразно изъять из употребления старшее название, чтобы сохранить привычную тавтономию названий семейства и его типового рода.

### 13.34. Названия высших таксонов (выше ранга группы семейства)

Кодекс 1961 г. не содержит правил, относящихся к названиям таксонов, имеющих ранг выше семейства. На конгрессах в Копенгагене и в Лондоне делались попытки наметить некоторые правила, но эти попытки оказались безуспешными. До сих пор еще остается много неопределенного в основных подразделениях некоторых типов, например Porifera (губки) и Turbellaria. Преждевременное установление названий классов и отрядов может помешать последующим попыткам полного пересмотра классификации на основе новых комплексов признаков.

Наибольшей угрозой стабильности было неверное представление некоторых зоологов о том, что удаление нескольких родов из состава высшего таксона требует полного изменения названия (13.25). Нет никаких оснований переименовывать хорошо известную группу Bryozoa, включающую более 3000 видов, в Ectoprocta только потому, что несколько родов с 75 видами были выделены в отдельный класс или тип Entoprocta (Майр, 1968b). Даже если названия высших таксонов не основаны на методе типа, удаление некоторых таксонов низшего ранга не оправдывает переименование высшего таксона. К счастью, этот принцип строго соблюдался при удалении гетерогенных элементов из групп Mollusca и Insecta в том виде, как их определил Линней.

Часто предлагают использовать единообразные окончания для названий высших таксонов. Это предложение на первый взгляд кажется настолько логичным и разумным, что только по зрелом размышлении выявляются его серьезные недостатки. Прежде всего оно противоречит концепции приоритета, а также концепции стабильности. Например, 6 из 7 отрядов насекомых, выделенных Линнеем, а именно Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Neuroptera, Hymenoptera и Diptera, все еще сохраняют в основном тот же смысл, что и 200 лет назад. Во всех этих названиях используется суффикс -ptera (крылья). Основные отряды млекопитающих, такие, как Rodentia, Carnivora, Insectivora и Primates, столь же стары и хорошо известны. Многие названия отрядов птиц, такие, как Imprespes, Tubinares, Oscines, равным образом не основаны на типовом роде. Симпсон (3С, 1, 20—23, 1952) хорошо изложил все возражения против единообразных окончаний.

Введение единообразных окончаний принесло бы мало пользы еще и потому, что определение ранга высших таксонов — особенно спорный вопрос в зоологии. Разные авторы могут придавать одному и тому же таксону ранг надсемейства, подотряда, отряда или даже подкласса. Стандартные окончания придали бы некоторому определенному распределению по рангам гораздо больше веса и определенности, чем это оправдывается фактами. Наконец, существует несколько конкурирующих систем единообразных окончаний.

Все же представляется существенным, чтобы зоологические конгрессы или специалисты по соответствующим группам стабилизировали номенклатуру высших таксонов во всех случаях, когда имеется несколько названий для одного и того же таксона, как, например, в случае двустворчатых моллюсков (Bivalvia, Pelecypoda, Lamellibranchia).

Существует несколько общих принципов, относящихся к названиям высших таксонов выше ранга семейства. Эти названия представляют собой отдельные слова, стоящие во множественном числе. Хотя они не основаны на типовом роде, обычно существует согласие в том, что считать центральным («наиболее типичным») компонентом некоторого высшего таксона. Зоологи сохраняют установившиеся названия высших таксонов, даже если они могут найти какое-то другое, «более подходящее» слово. При разделении какого-либо составного таксона первоначальное название следует сохранить за «более типичной» или более многочисленной группой, дав новое название вновь выделенной группе (см. также МЛЮ, стр. 308). История названия многих высших таксонов неясна. Корлис (1957) показал это на примере инфузорий.

### **13.35. Равнозначный статус категорий**

В ст. 36 указывается, что предложением нового таксона в группе семейства безоговорочно определяется постоянное авторство для этого таксона, даже если его ранг изменится. Если данный таксон, впервые описанный как новое подсемейство, возводится в ранг семейства, его название «тем самым пригодно со своими первоначальными датой и автором» для всякого таксона, основанного на том же типовом роде, в категории более высокого ранга. В ст. 37 указывается, что описание какого-либо таксона в группе семейства автоматически делает того, кто его описал, автором любого номинативного подчиненного таксона. Приводимый пример семейства *Tipulidae* хорошо иллюстрирует этот принцип. Ст. 43 утверждает тот же принцип для рода, а ст. 56 — для вида.

Образование надсемейств создает трудности, которые не могут быть надлежащим образом разрешены с помощью ст. 36 (Майр, 1954). Если семейство возводится в ранг надсемейства, следует применять положения ст. 36. Но если автор создает совершенно новое надсемейство путем объединения различных семейств, ранее не связанных, он не дает нового ранга и нового названия ранее установленному таксону. Если бы ему вменялось в обязанность выбрать тип нового надсемейства на основе названия старейшего из включенных семейств, это противоречило бы принципу таксономической свободы (13.2). Принцип выбора старейшего названия совершенно справедливо отрицается в ст. 64, где идет речь о выборе типового рода семейства, и то же самое подразумевается в положениях, касающихся выбора типовых видов для родов (ст. 66—70).

### **13.36. Соподчиненные таксоны**

Положения, относящиеся к соподчиненным таксонам, в основном одинаковы для группы семейства (ст. 37), для родовой группы (ст. 44) и для видовой группы (ст. 47). В каждом случае номинативным подчиненным таксоном является тот подчиненный таксон, в состав которого входит тип. Один из составляющих таксон подчиненных таксонов, который именуется номинативным подчиненным таксоном, должен иметь то же название, что и сам таксон. Единственное исключение имеет место на уровне семейства в случае переименования типового рода (ст. 40). Кроме того, в группе семейства подчиненный таксон имеет иное окончание.

В случае рода и вида (ст. 44b, 47b) предусмотрено, что, если название первоначального номинативного подчиненного таксона оказывается недействительным, нормативным подчиненным таксоном становится подчиненный таксон со следующим по старшинству названием. Это положение представляет собой некоторое отклонение от строгого применения метода типа (см. ниже); поэтому оно не применяется к подчиненным таксонам на уровне семейства (ст. 37). При наличии нового Кодекса названия семейств стали меняться реже благодаря положениям ст. 23d и 40.

### **13.37. Гомонимия названий семейств**

Гомонимия таких названий возникает лишь изредка. Конечно, с принципом уникальности названий, установленным в преамбуле, несомненно образование названия семейства на основе родового названия, являющегося младшим гомонимом. Если какой-либо автор обнаруживает такую ситуацию, целесообразно, чтобы он сообщил об этом в Комиссию. Если старший гомоним окажется забытым названием (ст. 23b) или никогда не употреблявшимся младшим синонимом, Комиссия может использовать свои чрезвычайные полномочия, чтобы изъять такое название. Это привело бы к сохранению названия семейства, основанного на младшем гомониме.

Ст. 55 содержит указания относительно ситуаций, когда идентичные названия семейств образуются от неидентичных родовых названий. В таких случаях всегда следует обращаться в Комиссию.

### 13.38. Названия родовой группы

Положения, относящиеся к родовым названиям, можно найти в ст. 11f, 13b и 42—44. Название родовой группы должно быть существительным в именительном падеже единственного числа или с ним надо обращаться как с таковым. Существительное, впервые опубликованное во множественном числе, принимает дату и авторство, сопровождающее его первое опубликование в единственном числе. Автор, предлагая новое родовое название, должен удостовериться, что в его предложении не упущен ни один из следующих важных моментов:

- 1) предлагаемый род ясно указан как новый: *X-us, genus novum*;
- 2) предлагаемое родовое название не противоречит правилам и рекомендациям, касающимся образования названий (следует обратиться к Кодексу, приложение D);
- 3) предлагаемое новое название не является ни гономимом, ни синонимом;
- 4) в описании четко указаны признаки, по которым новый род отличается от ранее описанных родов (ст. 13a). Желательно, чтобы описание сопровождалось дифференциальным диагнозом, в котором проводилось бы непосредственное сравнение с тем родом или с теми родами, которые, как предполагается, наиболее близки к вновь описанному;
- 5) ясно и четко определен типовой вид (ст. 13b). Границы рода могут быть определены последующими авторами по-иному. Однако типовой вид навсегда свяжет представление об установленном роде с четко определенным зоологическим объектом.

Дополнительные комментарии относительно родовых названий см. МЛЮ, стр. 297—308.

### 13.39. Сборные группы

Со сборной группой видов, родовая принадлежность которых не ясна, можно обращаться, в интересах облегчения таксономических операций, как с родом (ст. 42c). Для таких сборных групп не требуются типовые виды. Отнесение к какой-либо сборной группе представляет собой присвоение временного ярлыка, что особенно удобно в паразитологии и в палеонтологии.

### 13.40. Названия таксонов видовой группы

Правила, касающиеся этих названий, изложены в ст. 5, 11g, 23e(II), 34b и 45—49. В видовой группе имеются только две категории — вид и подвид. *Видовое название* — это второе слово биномена (ст. 5), а *подвидовое название*, если оно употребляется, — это третье слово триномена. Линней использовал для видового названия термин *nomen triviale*, но по разным причинам этот термин по существу вышел из употребления в зоологии после 1800 г. Видовое и подвидовое названия пишутся со строчной буквы (ст. 28). Поскольку научное название в современной интерпретации — это опознавательный символ, образованный последовательностью букв (13.32), писать видовые названия с прописной буквы в начале предложения нецелесообразно (на практике это приводит к путанице с родовыми названиями).

В ст. 11—19 перечисляются условия, необходимые для того, чтобы сделать видовое название пригодным. Особенно важна ст. 13a(1), согласно которой названия, опубликованные после 1930 г., должны «сопровождаться описанием, цель которого выделить признаки, отличающие данный таксон». Хорошим таксономиче-

ским обычаем является включение в оригинальное описание не только такой диагностической информации, но также дифференциального диагноза, т. е. фактического сопоставления с близкородственными видами (13.19). Совет относительно правильных окончаний названий видовой группы, образованных от современных личных имен, дается в рекомендации 31А Кодекса. Голосованием на Конгрессе в Вашингтоне в 1963 г. ст. 31 (Кодекса 1961 г.) была исключена и заменена этой рекомендацией; таким образом были узаконены многие практические операции, имевшие место до 1961 г., и некоторые обязательные положения ст. 31 (Кодекса 1961 г.) были превращены в рекомендации. В частности, были разрешены три широко распространенные приема, а именно: 1) обращение с современными личными именами как с существительными в качестве приложения, подобно *Calypste anna*; 2) использование грамматически правильного родительного падежа латинизированной фамилии, например *fabricii* вместо *fabriciusi*, и 3) использование правильного окончания родительного падежа мужского рода -ae в словах, произведенных от таких имен, как *Costa*, *Molina*, *Kuroda*. Будучи использованы как существительные мужского рода, такие латинские слова, как *agricola*, также имеют в родительном падеже -ae, например *agricolae*.

Часто предлагалось «исправить» латинизированные посвящения, стоящие в родительном падеже, меняя -ii на -i; эти предложения в скрытой форме отвергаются ст. 32а, согласно которой первоначальное написание названия должно сохраняться как «правильное первоначальное написание». Окончание -ii не указано как противоречащее этому положению.

### 13.41. Инфраподвидовые названия

Линней не выделял категорию подвида. Термин «разновидность» (*variety*), которым пользовались он и его последователи, относился к различным отклонениям от типа вида (3.3.1; см. также Майр, 1963). Линней не делал никакого различия между разного рода внутривидовыми вариантами. В результате длительной и мучительной истории мы теперь ясно различаем два типа внутривидовых вариантов. Подвид — это подлинная таксономическая категория, основанная на популяциях; названия варьететов — это названия фенонов и аберрантных особей, и они не имеют статуса в номенклатуре (ст. 1).

В течение более чем 150 лет зоологи не различали четко варьететы, являющиеся подлинными таксонами (основанными на популяциях), и варьететы, обозначающие лишь группы особей или феноны. Определять пригодность инфраподвидовых названий на основе оригинальной терминологии, избранной автором, было бы простым соблюдением ритуала. Хотя в Кодексе ясно сказано, что названия, данные «инфраподвидовым формам как таковым», исключаются из рассмотрения (ст. 1), в иных аспектах инфраподвидовые названия рассматриваются в ст. 10b и 45c, d, e. Любое название, предложенное после 1960 г., непригодно, если только оно не дано явно подвидовому таксону. В случае инфраподвидовых названий, данных до 1961 г., следует использовать подтверждающие данные, такие, как указание, что таксон «характерен для определенной географической местности или геологического горизонта» [ст. 45d (II)]. Название, «сначала установленное с инфраподвидовым рангом, становится пригодным» (ст. 10b), если используется для таксона видовой группы и получает дату и автора со времени такого изменения в использовании. Именно таксономическая практика определила трактовку сомнений в пользу авторов, вводящих «варьететы» до 1961 г. (ст. 45e).

Беспорядочное присвоение наименований любым инфраподвидовым формам сильно дискредитировало таксономию. Для названий таксонов по традиции используется латинский язык; если же кто-то хочет обозначить инфраподвидовые формы, то гораздо лучше использовать обиходные слова из современных языков. Хорошим примером служат названия мутантных форм *Drosophila*. Линсли (1944) перечислил другие типы инфраподвидовых вариантов, которым не следует давать латинских обозначений. К ним относятся половые морфы, касты обществен-

ных насекомых, чередующиеся поколения, разного рода морфы и полиморфные варианты, сезонные формы, патологические формы и различные aberrации и уродства. Сейчас, когда зоологи ясно понимают различия между популяциями и индивидуальными вариантами, терминологической небрежности нет оправдания.

### 13.42. Авторство

Смысл понятия «авторство» и правила, касающиеся приведения фамилий авторов, рассматриваются в ст. 50 и 51. Вопреки положению Кодекса [ст. 51b (I)] почти все зоологи имеют обычай отделять запятой название таксона от имени того, кто это название впоследствии использовал (не от имени первоначального автора).

Существует множество видов, описанных поверхностно и поспешно, лишь для того, чтобы некий тщеславный автор мог «увековечить свое имя в печати»; в связи с этим вся система приведения имен авторов часто подвергалась критике. Если зоологи не отказывались от этой системы, то лишь потому, что имя автора служит определительным ярлыком, особенно полезным в случае гомонимии. Фамилия автора не входит в состав названия таксона и приводить ее не обязательно (ст. 51a).

Автором названия считается лицо, которое единолично несет ответственность как за название, так и за «условия, определяющие его пригодность» (ст. 50), т. е. за диагностическое описание. Следовательно, если кто-то, кроме автора работы, несет ответственность за название и его пригодность, то именно он должен рассматриваться как автор названия (ст. 51c). В тех случаях, когда незаконченная рукопись одного зоолога публикуется после его смерти другим зоологом, бывает трудно определить «ответственность». Если рукопись содержит только названия, а то лицо, которое готовит ее к опубликованию, дает диагностические описания, которые «делают названия пригодными», то, согласно ст. 50, именно это лицо должно считаться автором этих названий.

Когда зоологов было мало, были приняты сокращения имен авторов, такие, как L. вместо Linnaeus или F. вместо Fabricius. Экономия, которую дают такие сокращения, столь незначительна, что их использование перестали считать хорошим обычаем. Особые проблемы возникают в тех случаях, когда автор, продолжая печататься, изменяет свое имя или принимает титул (например, Лапорт — титул графа де Кастельно). В таких случаях принято приводить в качестве имени автора то имя, под которым первоначально было опубликовано название нового таксона. Название, опубликованное анонимно после 1950 г., не считается пригодным (ст. 14).

### 13.43. Гомонимия

Гомонимы — это идентичные названия, данные двум или более разным таксонам. Самое раннее из таких названий считается *старшим гомонимом*; последующие — *младшими гомонимами*. В ст. 52—60 Кодекса рассматривается вопрос о действительности гомонимов и о замещающих названиях для недействительных гомонимов. Эта область — одна из наиболее трудных в зоологической номенклатуре, и возможно, что будущие конгрессы изменят некоторые из положений Кодекса, особенно в тех случаях, когда эти положения, по-видимому, противоречат либо принципу таксономической свободы, либо принципу стабильности.

Младший гомоним в родовой группе всегда недействителен (ст. 53, 56). Однако если родовые названия различаются хотя бы по одной букве, то они не считаются гомонимами.

Существуют некоторые реальные противоречия в применении закона гомонимии к названиям видовой группы. Гомонимия видовых названий, отнесенных при первоначальном опубликовании к одному и тому же роду (первичные го-

монимы), делает необходимым замену младшего гомонима другим названием. Однако, если два идентичных видовых названия вторично сводятся под одним родовым названием, такая гомонимия может возникнуть на основании чисто субъективного суждения таксономиста. Для автора, отрицающего объединение этих двух родов в один, гомонимии не существует, и нет никакой необходимости отвергать младшее название. Согласно Кодексу 1901 г. младший гомоним следовало отвергнуть. Одни зоологи считали, что это относится только к первичным младшим гомонимам, другие полагали, что имеются в виду как первичные, так и вторичные младшие гомонимы. Ст. 59с частично устраняет это затруднение, так как в ней ясно сказано, что вторичный гомоним «должен быть восстановлен в качестве действительного названия каждым зоологом, считающим, что оба данных таксона видовой группы не входят в состав одного и того же рода». К сожалению, редакционный комитет после Лондонского конгресса дополнительно указал, что это положение применимо только к «названию, отвергнутому после 1960 г.». При этом не указано, что делать с субъективными младшими гомонимами, отвергавшимися до 1961 г. только меньшинством специалистов, работавших в некоторой области. Это опять-таки вопрос, к решению которого по-разному подходят в группах, по которым имеется только один специалист в каждые 50 лет, и в группах, где одновременно работают 10, 20 или 50 специалистов. В орнитологии, например, никогда не практиковалось изъятие вторичных гомонимов из употребления навечно. Например, в 50-х годах нашего века один орнитолог принимал чрезвычайно широкую концепцию рода мухоловок Старого Света и объединял многие хорошо известные роды под названием *Muscicapa*. В результате многочисленные видовые названия, в том числе такие, которые были очень хорошо известны и существовали долгое время, стали для него младшими гомонимами, и он заменил их другими названиями. Почти все другие орнитологи отвергли огульное объединение, произведенное этим автором, и отказались принять предложенные им замещающие названия. Несколько недавних заявлений в БЗН показывают, что обычай не принимать таксономически неоправданные вторичные гомонимы, существует не только в орнитологии. В самом деле, строгая интерпретация ст. 59с привела бы к недопустимому нарушению таксономической свободы, гарантированной в преамбуле.

С другой стороны, в интересах стабильности следовало бы принять какое-то правило, ограничивающее возрождение названий, в течение долгого времени единодушно отвергавшихся как вторичные гомонимы. В противном случае каждое разделение родов может нарушать стабильность на видовом уровне.

### 13.44. Принцип действительности (*actuality principle*)

Разделение всех гомонимов на первичные и вторичные представляет собой крайнее упрощение. Блэквельдер (1948) и МЛЮ (стр. 253—255) дают различные примеры гомонимии, осложненной изменениями родовой принадлежности двух потенциально гомонимичных видовых названий. Существует сильная тенденция совершенно отступить от ритуала и санкционировать изменение видового названия только в том случае, когда автор полагает, что два видовых названия действительно относятся к одному роду в момент открытия потенциальной гомонимии. Этот принцип принятия номенклатурных решений, исходя из ситуации, существующей в тот момент, когда обнаруживается потенциальная несогласованность названий, может быть назван *принципом действительности*.

Например, один из африканских ткачиков был описан Кречмаром в 1827 г. как *Ploceus superciliosus*. Другой ткачик был описан Шелли в 1873 г. как *Hyp-hantornis superciliosus*. Последний в конце концов был перемещен в род *Ploceus*, но задолго до этого первоначальный *P. superciliosus* Кречмара был перемещен в род *Plocepasser*. Никакой гомонимии никогда не существовало, т. е. ни один орнитолог никогда не относил эти два вида к одному роду. В результате даже

в самых последних монографиях и каталогах видовое название *superciliosus* сохраняется как действительное в обоих родах.

Еще одну преграду ненужному изменению названий создает ст. 57с, в которой указывается, что гомонимии не существует, если два идентичных названия таксонов видовой группы употребляются в совершенно различных родах, которые чисто случайно имеют гомонимичные названия (например, название *Noctua* некогда использовалось как для птиц, так и для одной группы Lepidoptera).

### **13.45. Замещающее название (первый ревизующий)**

В ст. 56с и 57е рассматриваются редкие случаи одновременного опубликования двух гомонимов, помещаемых в настоящее время в различные категории. В интересах наилучшего обеспечения стабильности определяется обязательное положение, согласно которому, если одно из двух названий предложено для подчиненной категории (например, если название подрода предложено наряду с названием рода или название подвида предложено наряду с названием вида), то название, предложенное для категории более высокого ранга, получает преимущество перед названием, предложенным для подчиненной категории. Так же как и в других случаях замены гомонимов другими названиями, следует придерживаться принципа действительности. Если в момент обнаружения гомонимии один из гомонимов является названием подрода или подвида, то именно этот гомоним следует заменить, чтобы сохранить установившееся старшее название рода или вида.

### **13.46. Гомонимия подвидов**

Все видовые и подвидовые названия в каком-либо роде являются потенциальными гомонимами (ст. 57). Как показывает пример, приведенный в этой статье, непозволительно использовать одно и то же подвидовое название в разных видах одного рода.

### **13.47. Замещение отвергнутых гомонимов**

Положения, определяющие опубликование замещающих названий, даны в ст. 60. Прежде чем предложить новое название в качестве замещающего (по-теп почит) для преокупированного названия, автор должен удостовериться, что оно соответствует следующим условиям:

1. Что не существует другого пригодного названия для данного вида (или рода). В прошлом некоторые исследователи, имевшие дело с номенклатурой, публиковали замещающие названия для всех младших гомонимов всякий раз, когда публиковался каталог или указатель. Поскольку в большинстве таких случаев замещающие названия уже предлагались специалистами по соответствующим группам, подобное поголовное изменение названий приводило лишь к увеличению груза синонимов.
2. Что первоначального автора преокупированного названия уже нет в живых. Согласно пункту 3 «Правил профессиональной этики» (Кодекс, приложение А, стр. 54), зоолог должен сообщить о своих намерениях автору младшего гомонима, если тот жив, и предоставить ему достаточную возможность опубликовать замещающее название.
3. Что новое название предложено в форме, рекомендованной Кодексом. Как указывается в ст. 13а (II) и как было рекомендовано несколькими зоологическими конгрессами, название «должно сопровождаться точной библиографической ссылкой» (не просто «Смит, 1907») на первое упоминание преокупированного названия и в случае преокупированных родовых названий — на название типового вида (приложение Е, 15, стр. 78).

4. Что предлагать замещающее название целесообразно. Например, нельзя считать оправданной замену преокупированных названий, являющихся недействительными синонимами. Еще более важно то, что замещающее название автоматически относится к тому же типу и к той же типовой местности (в случае вида), что и преокупированное название. Если тип преокупированного названия уже не существует или если имеется хотя бы малейшее сомнение относительно правильности идентификации вида, носящего преокупированное название, то иногда лучше просто переписать таксон, о котором идет речь, как совершенно новый и снабдить его, таким образом, четко указанным типом и типовой местностью.

В исключительных обстоятельствах гомоним может дать возможность изменить первоначально неудачно выбранную типовую местность подвида. Например, предположим, что существует некий вид с северным и южным подвидами, сталкивающимися в узкой зоне интерградации. Типовая местность южного подвида находится далеко на юге, но типовая местность популяции, название которой всегда прилагалось к северному подвиду, находится в зоне интерградации. Если обнаруживается, что это название преокупировано, то лучше не заменять его новым названием, а переписать северный подвид и выбрать новую типовую местность в центре его ареала. Случаи, когда такое перемещение типовой местности целесообразно, относительно редки; в большинстве случаев подобное перемещение лишь создавало бы путаницу. Род (или вид), разделенный на подчиненные таксоны, принимает следующее по старшинству пригодное название подчиненного таксона, если название номинативного подчиненного таксона оказывается младшим гомонимом (13.36. ст. 44b, 47b).

### 13.48. Метод типа

В таксономической практике часто возникают сомнения относительно правильности идентификации тех таксонов, которым даны названия. Нередко для правильной идентификации недостаточно одних описаний, особенно весьма кратких описаний старых авторов. Иногда одно описание одинаково хорошо подходит к нескольким видам, поскольку в раннем описании не были упомянуты видоспецифичные признаки. Что касается высших таксонов, то их состав изменяется по мере открытия новых видов. Когда такой таксон разделяют, возникает вопрос, какому из компонентов следует придать название разделенного таксона. Очевидно, необходимы какие-то надежные стандарты для сравнения, обеспечивающие отнесение таксономических названий к определенным объективно выделенным таксонам. Такими стандартами служат типы, и метод использования типов для отнесения названий к определенным таксонам называется методом типа.

Среди современных таксономистов мало кто представляет себе, насколько в сущности недавно возник метод типа. Его внедрение в течение последних 100 лет было одним из основных концептуальных изменений в теории таксономии и номенклатуры. На ранних стадиях развития таксономии в ней господствовала аристотелевская концепция типов. Все экземпляры, которые соответствовали представлению таксономиста о типе какого-либо таксона, считались типичными. Типы — а типов было столько, сколько было типичных экземпляров — образовали основу для описания вида. Такова была концепция типа, которой придерживался Линней и его современники. Как хорошо показали Кэйн (1958) и Свенсон (1945), Линней всегда не колеблясь заменял в своих коллекциях экземпляры, которые мы сейчас считали бы типами на «лучшие экземпляры».

«Линней никогда не обозначал какой-либо экземпляр как тип. Независимо от того, было ли его описание основано на одном или на нескольких экземплярах, ни в одном случае даже нельзя надеяться, что [эти экземпляры] сохранялись в его коллекции. Возможно также, что оригинальный экземпляр был позднее заменен самим Линнеем на другой, находившийся в лучшем состоянии» (Линдрот, 1957). Мэкен (БЗН, 18, 328) отмечает: «Коллекция Линнея известна

своей ненадежностью, поскольку многие оригинальные экземпляры... были позже заменены другими экземплярами; это замечание подтверждается Линдротом и другими исследователями, изучавшими Линнея. Ни одно номенклатурное решение не следует основывать на «линнеевском типе». Такого не существует. Следовательно, «если описание и аутентичный экземпляр не соответствуют друг другу, то первому следует отдать предпочтение» (Линдрот, *loc. cit.*). Этот момент следует подчеркнуть, так как в последние годы предпринималось несколько неразумных попыток изменить хорошо известные линнеевские названия, поскольку оказывалось, что мнимые типы принадлежат не к тем видам, к которым всегда прилагалось данное название.

Подобные замены практиковал не только Линней. В первой половине XIX в в нескольких европейских музеях было принято заменять старые выцветшие или поврежденные насекомыми типовые экземпляры «новыми». В соответствии с аристотелевской концепцией типа это было вполне правомерно. В других случаях идентификация типовых экземпляров затруднялась случайным переносом этикеток с одного экземпляра на другой. К данным, полученным при исследовании старых типов, надо подходить крайне осторожно и дифференцированно, и их никогда не следует использовать так, чтобы при этом нарушалась стабильная номенклатура. В таких случаях, как и с линнеевскими «типами», если описание и так называемый аутентичный экземпляр не соответствуют друг другу, решающее значение имеет описание.

В соответствии с аристотелевской концепцией типа установление типов для высших таксонов производилось путем «исключения» нетипичных элементов. Это был стандартный метод, применявшийся долгое время еще и в XIX в., и одно из самых коренных изменений, произведенных Кодексом 1901 г., состояло в решении не ратифицировать эту традиционную процедуру в отношении давно зафиксированных типов и ретроспективно применять современный метод типа.

История постепенного принятия метода типа после 1850 г. еще не написана. Сколь незначительным считалось это новшество, показывает тот факт, что первоначальный Кодекс 1901 г. не содержал никаких указаний относительно типов. Положения, касающиеся типов родов, были приняты на конгрессе в Бостоне в 1907 г., а касающиеся типов видов — еще позже. Некоторые авторы, которые говорят об аллотипах, плезиотипах, метатипах, гомотипах, гипотипах и т. п., все еще не вполне понимают истинную номенклатурную функцию типового экземпляра. Подобные псевдотипы не имеют номенклатурного значения, но могут быть полезны при определении. Даже в новом Кодексе еще сохранились пережитки аристотелевской концепции типа: «Типовая серия вида состоит из всех экземпляров данного вида, по которым автор данного вида описывает его» (ст. 72b), — как будто бы функция типов состоит в том, чтобы обеспечивать основание для описания вида.

Вид состоит из изменчивых популяций, и никакой отдельный экземпляр не может адекватно представить эту изменчивость. Никакой отдельный экземпляр не может быть типичным в аристотелевском смысле слова. Как справедливо указывал Симпсон (1961), единственная функция типового экземпляра — служить «носителем названия» (*name bearer*). Он даже предложил отказаться от двусмысленного термина «тип» и называть экземпляр, носящий название, *ономатофором* (*греч.* — «носитель названия»). Однако термин тип слишком прочно вошел в таксономию и такое изменение было бы нецелесообразным. Таксономисты младшего поколения сейчас ясно понимают, что тип — это всего лишь экземпляр (или таксон), который показывает нам, с каким таксоном следует связывать данное название. Термин «типовая серия» в свете современной концепции есть анахронизм.

Тип — это всегда зоологический объект, а не название. Типом рода является вид, типом семейства — род (стр. 61). Это важно понимать в случае «ошибочной идентификации типа», т. е. в случае, когда какой-либо автор, обозначая тип нового таксона, упоминал его под неверным названием (13.49). Однажды обозначенный тип не может быть изменен даже автором таксона; исклю-

чение составляют случаи, когда Комиссия использует свои чрезвычайные полномочия (ст. 79), обозначая неотип (ст. 75).

Описание нового вида основывается на всем материале, имеющемся в распоряжении зоолога, включая типовой экземпляр. Функция типа состоит не в том, чтобы служить единственным или главным основанием для описания. Симпсон (1961) подробно обсуждает этот вопрос. Кроме того, он вводит термин *гиподигм* для обозначения всей выборки экземпляров, которая известна данному таксономусту в данное время и которую он считает состоящей из несомненных членов определенного таксона. Разногласия среди таксономистов часто возникают из-за того, что они исследовали разные гиподигмы.

### **13.49. Исправления в случаях ошибочной идентификации типов**

К сожалению, типовые виды новых родов или типовые роды новых таксонов группы семейства иногда ошибочно идентифицируются (= неверно именуется) первоначальными авторами этих новых таксонов. Ст. 41, 49, 65b, 67j и 70a содержат положения, в которых указывается, как исправлять ошибку первоначального автора. Принцип, на котором основываются такие исправления, состоит в том, что тип таксона — не название, а зоологический объект. Следовательно, типовой вид или род — это тот зоологический объект, который имел перед собой первоначальный автор (обозначая тип), а не название, которое данный автор мог ошибочно связать с этим объектом.

Однако для работающего таксономиста было бы непосильным бременем каждый раз проверять, правильно ли был идентифицирован и назван первоначальный тип. Поэтому, указывается в Кодексе, зоолог должен полагать, что автор правильно идентифицировал этот тип (ст. 65a, 70).

При наличии веских или явных доказательств того, что имела место ошибочная идентификация, данный случай следует передать на рассмотрение Комиссии. Комиссия в таких случаях старается принимать решение, обеспечивающее стабильность и непрерывность номенклатуры.

Если переисследование типа хорошо известного вида показывает, что в действительности этот тип принадлежит к другому виду, Комиссия может в силу своих чрезвычайных полномочий (стр. 79) изъять первоначальный тип и обозначить неотип (13.55), который соответствует принятому представлению о виде.

Различные положения, касающиеся случаев ошибочной идентификации, будучи разумно применены, могут значительно способствовать сохранению стабильности и непрерывности в номенклатуре.

### **13.50. Тип замещающего названия**

В ст. 67i и 72d недвусмысленно указывается, что если название некоего таксона специально предлагается взамен более старого названия, то оно сохраняет тип, указанный для прежнего названия.

В прошлом зоологи не всегда следовали этому правилу, и многие названия, по-видимому замещающие, явно имеют сложное основание. Они основаны на описании экземпляров (включая новый тип), но, кроме того, относятся и к преоккупированному названию. Ретроспективное применение новой ст. 72d к таким сложным названиям, в тех случаях, когда название всеми использовалось для вновь обозначенного типового материала в течение 50 лет или более, несомненно, противоречило бы концепции стабильности, выраженной в преамбуле.

### **13.51. Различного рода типовые экземпляры**

Поскольку типовой экземпляр служит официальным стандартом для названия вида, этот экземпляр полностью соответствует своему назначению только в том случае, если он является единственным (ст. 45b). Когда имеются два или

более типовых экземпляра, то слишком часто оказывается, что на самом деле они принадлежат к разным видам. К какому же из этих видов следует тогда относить название? В новом Кодексе ясно указывается (ст. 72а), что таксон видовой группы (вид или подвид) может иметь только один тип, будь то экземпляр, обозначенный или указанный как тип первоначальным автором во время опубликования оригинального описания (голотип), или экземпляр, обозначенный из типовой серии (лектотип), или неотип.

Экземпляры, которыми располагал автор оригинального описания помимо голотипа или лектотипа (выделенного последующим автором), обычно называют *паратипами*. Паратипы, согласно Кодексу, не имеют особого статуса и не считаются типами, как это ясно сформулировано в ст. 72а. Признание статьей 72b «типовой серии» вносит противоречие.

### 13.52. Обозначение типа

Поскольку сведения о типовом экземпляре представляют собой с точки зрения номенклатуры наиболее важную информацию, даваемую при наименовании нового таксона, в таксономической литературе вошло в обычай приводить эти сведения сразу после нового названия. Сведения о типе занимают то же место, что синонимика в переписании (см. 11Б.1.7—11Б.2).

Точная фиксация типового вида является после 1930 г. условием, определяющим пригодность названия в родовой группе (ст. 13b). Обозначение типового экземпляра не является условием, определяющим пригодность названия в видовой группе. В некоторых группах, например в некоторых родах простейших, крайне трудно сохранять экземпляры так, чтобы они могли служить постоянным стандартом. Однако даже в протозоологии обозначение типового экземпляра все более входит в практику (Корлис, 1963). Правила, касающиеся типов в видовой группе, можно найти в ст. 71—75.

Хотя опубликование сведений о типовом экземпляре, лежащем в основе нового видового названия, не обязательно, тем не менее от зоолога ожидается, что он ясно обозначит один экземпляр как голотип нового вида и что он представит в оригинальном описании, в дополнение к измерениям и другим описательным данным, характеризующим типовой экземпляр, следующую информацию:

1. Точное место сбора и другие существенные данные на этикетках экземпляра.
2. Пол.
3. Стадия развития или форма (если это имеет значение), к которой может быть отнесен тип.
4. В случае паразитов — название вида-хозяина.
5. Имя коллектора.
6. Коллекция, в которой находится голотип, и, если экземпляр пронумерован, — номер голотипа.
7. Высота типовой местности или глубина в метрах от уровня моря, на которой был взят голотип.
8. В случае ископаемых видов — геологический горизонт.

Если имеется большой гиподигм, автор должен постараться выбрать в качестве типа экземпляр, который благодаря своей сохранности, полу, возрасту или месту сбора наиболее пригоден как носитель названия. Диагностические признаки, существенные в данном роде, иногда лучше выявляются у одних экземпляров, чем у других. Тип должен быть максимально полезен для таксономического распознавания.

В случае ископаемого материала, если гиподигм состоит из многих отдельных фрагментов (например, костей), рекомендуется обозначать наиболее диагностичные из них как тип, особенно если есть хотя бы малейшие подозрения относительно того, что эти фрагменты действительно принадлежат одной особи. Многие «типы» ранее описанных ископаемых видов оказались при пересследовании составленными из нескольких различных видов.

В отношении типов можно дать ряд дополнительных рекомендаций.

1. Обозначение или фиксация типа всегда должна быть завершена до опубликования.
2. Обозначение типа должно быть ясным и недвусмысленным; всегда следует указывать место хранения (и музейный номер) типа.
3. Типы неописанных видов не должны распространяться до опубликования.
4. Этикетки типов никогда не следует менять или изымать.
5. Фиксацию типов для видов, принимавшихся старыми авторами, должен производить только специалист во время проведения ревизии.

### **13.53. Типовой материал**

Типовые экземпляры в качестве официальных стандартов названий видов «должны рассматриваться как общенаучное достояние», в соответствии со ст. 72f. Рекомендации 72A, 72B, 72C и 72D определяют ответственность хранителей такого типового материала. Все типы должны как можно быстрее передаваться в государственные учреждения, где их сохранность гарантируется и где они доступны для других исследователей. В большинстве музеев используются особые этикетки, которые ясно показывают, что данный экземпляр представляет собой тип.

Типы не следует использовать при обычной работе по определению. Однако составители монографий должны иметь свободный доступ к типам, особенно если имеется сомнение относительно правильности определения типового экземпляра. Большинство музеев все более охотно посылает специалистам типы по почте. В случае утери всегда имеется возможность заменить тип неотипом (ст. 75). Дополнительные замечания, касающиеся коллекций типов, можно найти также в разд. 6.2.5.

### **13.54. Лектотипы**

Если название вида было основано на серии синтипов, любой зоолог может обозначить один из этих синтипов как лектотип (ст. 74 и Рекомендации 74A, 74B, 74C и 74D). Выбор лектотипа должен производиться только специалистом во время проведения ревизии и обычно только в том случае, если это способствует четкому закреплению определенного названия за данным таксоном. Лектотип никогда не следует выбирать лишь для того, чтобы добавить к коллекции типовой экземпляр. Если описание вида явно основано на каком-то конкретном экземпляре, этот экземпляр следует сделать лектотипом. Если имеется изображение одного из синтипов, то при прочих равных условиях именно этот синтип следует выбрать в качестве лектотипа.

Нередко синтипы сильно рассеиваются в результате обменов. Это требует особого подхода к выбору лектотипа. По возможности лектотип следует выбрать из числа синтипов, находящихся в коллекции какого-либо государственного учреждения, предпочтительно учреждения, имеющего наибольшее количество синтипов данного вида или располагающего коллекцией, с которой работал автор номинального вида, или хранящего большую часть других типов, описанных этим автором.

Многие авторы-классики ясно обозначали один экземпляр как тип в своих коллекциях, не упоминая специально такой экземпляр в качестве «типа» в опубликованном описании. В ее современной редакции, ст. 73b как бы подразумевает, что такой экземпляр не считается голотипом. Такие экземпляры по традиции считались голотипами в отличие от случаев, когда автор этикетировал как «тип» многочисленные синтипы. Казалось бы, ст. 73b вполне можно было бы изменить, с тем чтобы узаконить эту традицию (см. Фенна, 1957; Янг, ЗС, 7, 120—122; 1958).

В случаях, когда синтипы происходят из нескольких местностей и предыдущий ревизирующий уже ограничил типовую местность данного вида, хороший зоолог обратит должное внимание на этот факт при выборе лектотипа.

### 13.55. Неотипы

Ст. 75 Кодекса определяет правила обозначения неотипов, «если голотип, лектотип или синтипы утеряны или уничтожены». Запрещается фабриковать неотипы в ходе повседневной музейной работы или для того, чтобы иметь тип для каждого вида. Например: большая часть старых видов птиц не имеет типов, но представление об этих таксонах настолько определено, что никаких типов и не требуется. Неотипы следует обозначать «только в связи с производимой ревизией группы, и даже тогда лишь при исключительных обстоятельствах, когда обозначение неотипа необходимо в интересах стабильности номенклатуры» (ст. 75а). Даже если первоначальный тип поврежден или утрачен, в большинстве случаев совершенно не обязательно обозначать неотип.

Особенно нежелательно обозначать неотип для вида, название которого не является общепотребительным ни в качестве действительного названия, ни в качестве синонима, а также для любого неупотребляемого названия, т. е. для *popen dubium*.

Ни один автор не должен обозначать неотип, пока он не убедится окончательно, что его действия полностью отвечают всем положениям ст. 75е (о статусе неотипов, обозначенных до 1961 г.).

Комиссия имеет право (ст. 79) изъять существующий тип, если это соответствует интересам стабильности номенклатуры, и обозначить неотип в соответствии с традиционным употреблением названия. Например, несколько лет назад было обнаружено, что тип готтентотского чирка (*Anas punctata*) в музее Оксфордского университета в действительности принадлежит к виду *Oxyura maccoa*, и этот типовый экземпляр следует изъять во избежание полнейшей путаницы в названиях. Комиссия обозначила для этого вида неотип, и стабильность названий, существовавших в течение предыдущих 125 лет, была сохранена. Когда зоолог обнаруживает, что тип хорошо известного вида был ошибочно идентифицирован, он может, если стабильность находится под угрозой, обратиться в Комиссию с просьбой изъять этот тип и обозначить неотип, соответствующий традиционному употреблению названия. Так поступать следует только в исключительных случаях.

### 13.56. Типы и первые ревизирующие

Существует ряд ситуаций, когда зоолог бывает вынужден принять меры для выяснения статуса типа.

#### A. Тип вида

1. Если синтипы некоторой серии принадлежат к двум или более видам, зоолог должен установить, ограничил ли первый ревизирующий применение названия одним из компонентов. Если нет, то он должен выбрать лектотип из числа синтипов таким образом, чтобы это как можно более способствовало стабильности номенклатуры и соответствовало положениям ст. 74 и комментариям, данным в разд. 13.54.
2. Если оказывается, что тип не принадлежит к виду, к которому по традиции применяется данное название, возможны два пути. В группах, с которыми работают мало, зоолог может предпочесть просто переместить название, придав его надлежащему виду. Однако, если такая мера может вызвать серьезное нарушение стабильности, особенно в случае названий, бывших общепотребительными в течение более чем 50 лет, зоолог может просить Международную комиссию использовать ее чрезвычайные полномочия, чтобы изъять первоначальный тип и обозначить неотип, соответствующий принятому употреблению (13.55).

3. Кодекс не содержит положений, определяющих, как надо поступать в тех случаях, когда тип лишен всех диагностических признаков. В случае забытого названия или *poen dubium* такое название лучше всего поместить в «Официальный указатель отвергнутых названий». В случае общепотребительных названий Комиссией может быть обозначен неотип при условии, что это необходимо «для решения сложных зоологических вопросов» [ст. 75а (I)]. В большинстве случаев подобного обозначения неотипа не требуется.

#### Б. Тип рода

1. Если при первоначальном наименовании рода, опубликованном до 1931 г., в его состав не было включено ни одного вида, то надлежит руководствоваться положениями ст. 69а (II).
2. Если ни один из нескольких видов, включенных в род, не был ранее обозначен как типовой вид, то первый ревизирующий опять-таки должен действовать в соответствии с положениями ст. 69.
3. Если данные показывают, что название, употребляемое для ранее обозначенного типового вида, возникло в результате ошибочной идентификации, надлежит руководствоваться положениями ст. 70. В подобных случаях Комиссия «обозначит в качестве типового тот вид, который она сочтет наиболее обеспечивающим стабильность и единообразие номенклатуры» (ст. 70а).

### 13.57. Типовые местности<sup>1</sup>

Типовая местность — это место, где обитает популяция, из которой был взят типовый экземпляр. Экземпляры, собранные в типовой местности, называются *топотипами*, а популяция, обитающая в этой местности — *топотипической популяцией*. Кодекс 1961 г. не содержит каких-либо обязательных положений, касающихся типовых местностей, но рекомендация 72E дает совет относительно их обозначения или ограничения. Приведенные ниже замечания основаны на имеющемся в настоящее время опыте практической работы, но они не являются частью Кодекса. Как и в случае лектотипов и неотипов, обозначение и ограничение типовых местностей следует производить не в процессе повседневной работы, а только в связи с проведением ревизии.

Виды обычно можно идентифицировать по одному экземпляру, подвиды — часто лишь по адекватным выборкам из популяций. Типовая местность, следовательно, не имеет большого значения на видовом уровне, но часто имеет решающее значение при установлении действительности подвидов. Поскольку подвидовые признаки нередко перекрываются, единственный экземпляр может быть носителем названия («типом») подвида только в той мере, в какой он помогает идентифицировать популяцию, из которой был взят. В тех случаях, когда идентифицировать популяцию по этому экземпляру не удастся, знание типовой местности совершенно необходимо.

*Первоначальное обозначение типовой местности.* Описывая новый вид или подвид, исследователь часто имеет перед собой материал из многих мест ареала нового таксона. Его долг — выбрать типовую местность как можно более тщательно. При этом он должен руководствоваться, среди прочих, следующими соображениями:

1. Выбирать типовую местность, откуда имеется много топотипов, составляющих хорошую выборку из популяции и дающих представление о ее изменчивости.

<sup>1</sup> Хотя в переводе данной книги мы стали придерживаться терминологии, использованной в переводе Международного Кодекса Зоологической номенклатуры, однако в данном случае мы позволили себе отступить от этого принципа: термин *type-locality* везде переводится как «типовая местность», а не «типовое местонахождение», как это сделано в Кодексе. — *Прим. ред.*

2. В случае изменчивого вида или подвида располагать типовую местность в области, где обитает популяция, которую автор описания считает наиболее типичной для нового таксона.
3. В случае нового подвида, входящего в состав клины, располагать типовую местность на краю клины, противоположном по отношению к местонахождению ранее описанного подвида.
4. Никогда не располагать типовую местность в области интерградации или гибридизации.
5. Отмечать в описании нового таксона расположение типовой местности как можно более точно. Таксономически обособленные популяции вида иногда встречаются на расстоянии всего лишь 100 м одна от другой. В палеонтологии несколько сантиметров по вертикали могут означать различие между двумя слоями. Именно поэтому типовые местности должны быть указаны с предельной точностью. По этой же причине коллектор непременно должен приводить точные данные о месте сбора на этикетках экземпляров (см. гл. 6). При отсутствии таких данных их иногда можно получить от коллектора, если он жив; в других случаях эти сведения можно найти в опубликованных или неопубликованных полевых журналах и дневниках.

*Ограничение обозначенной типовой местности.* Старые авторы, не придавая значения точному указанию типовой местности, часто описывали новые виды из «Калифорнии», из «Бразилии» или из «Африки». Если последующие сборы показывают, что вид из «Бразилии» подвержен географической изменчивости и состоит из двух или более подвидов, становится необходимо точно определить место, откуда происходит тип номинативного подвида.

Большинство исследователей придерживается принципа, согласно которому «первый ревизирующий», т. е. тот, кто первый отметил географическую изменчивость такого вида, имеет право произвольно обозначить более узко ограниченную типовую местность при условии, что данные, полученные при изучении самого типа, не противоречат этому обозначению. Такое обозначение следует принимать, если только не может быть показано, что действия первого ревизирующего ошибочны. Очевидно, если первый ревизирующий ограничил типовую местность вида из «Бразилии» районом Рио-де-Жанейро, это ограничение ни к чему не будет обязывать в случае, когда тип еще существует и принадлежит к подвиду, приуроченному к окрестностям Кайенны. Чтобы избежать подобных ошибок, первый ревизирующий должен тщательно проследить вероятный маршрут коллектора. Даже при отсутствии точной информации некоторые заключения могут быть очевидными; типовой экземпляр, добытый в Китае в 1775 г., скорее всего происходит из Кантона или из какой-либо части Фуцзяня, а не из Сычуани, Ганьсу или какого-то другого района Центрального Китая.

В случае «путешествия» часто можно точно определить место сбора, изучая маршрут экспедиции. Например, мелкая сова, *Ninox ocellata*, добытая экспедицией «Путешествие к Южному полюсу», была описана Хомброном и Жакино как происходящая из Чили, Южная Америка. Это — очевидная ошибка, поскольку данный род в Америке не встречается. Позже Мэтьюз, считая *ocellata* более ранним названием *N. roseoaxillaris* Hartert (1929, Сан-Кристобаль, Соломоновы острова), ограничил типовое местонахождение *ocellata* Сан-Кристобалем. Однако в отчете о вышеупомянутом путешествии указывается, что экспедиция высаживалась из всех Соломоновых островов только на остров Изабель (и на соседний остров Св. Георгия), где не встречается сова, сходная с *ocellata*. Следовательно, ограничение типовой местности, произведенное Мэтьюзом, несостоятельно. Впоследствии Питерс показал, что единственное место на пути экспедиции, где встречается сова, отвечающая описанию *N. ocellata*, — это полуостров Кобург (Северная территория Австралии). Поэтому Питерс ограничил типовую местность полуостровом Кобург, и это ограничение было всеми признано. Данный случай наглядно показывает, сколь осмотрительно надо производить исправление или ограничение типовой местности.

*Исправление неверно обозначенной типовой местности.* Существует два рода ситуаций, когда ошибка в первоначальном обозначении типовой местности может быть исправлена.

1. Типовая местность точно указана в первом описании. Если автор или кто-либо из последующих исследователей может неоспоримо доказать, что тип (типы) происходит не из той местности, которая была указана в первом описании (вследствие того, что произошла какая-то ошибка или сведения были неверны), он может переместить типовую местность в то место, откуда действительно происходит тип или по крайней мере где встречается данный таксон. Фактически это перемещение не подлинной, а только «указанной» типовой местности, поскольку тип никогда не происходил из первоначально указанной местности.

Типовая местность не может быть изменена лишь на том основании, что какой-либо автор считает популяцию из иной местности «более типичной» или что он получил из другой местности «лучший материал». Предложения переместить типовую местность по этим или аналогичным причинам следует отвергать.

2. Типовая местность в первом описании точно не указана. Если типовая местность не указана или указана неопределенно («Индия»), первый ревизующий может обозначить ограниченную типовую местность. Такое ограничение впоследствии может быть отвергнуто, если оно противоречит имеющимся данным, но только при условии, что случай не вызывает сомнений. Фиксация типовой местности не может быть отвергнута лишь потому, что эта местность во время коллектирования была «менее доступна», чем какая-то другая, или потому, что данный вид в этой области «довольно редок». Типовая местность, однако, должна быть изменена, если она явно находится за пределами ареала данного вида.

Если первоначальные синтипы происходили из нескольких местностей, то обозначение лектотипа равноценно ограничению типовой местности. Если существует противоречие между выбором лектотипа и ограничением типовой местности, то предпочтение отдается лектотипу. Типовую местность никогда не следует изменять или ограничивать таким образом, чтобы это нарушало стабильность номенклатуры.

Обозначая лектотип, автор должен тщательно выяснить, не было ли уже произведено ограничение типовой местности (13.54).

### **13. 58. Номинальный таксон**

В Кодексе часто упоминается «номинальный вид» или же слово «номинальный» в сочетании с какой-либо иной категорией (рангом). Выражение *номинальный вид* означает вид лишь в номенклатурном смысле, независимо от его таксономического положения. Такой вид обозначается только названием, а название в свою очередь определяется по носителю названия (=типу). Следовательно, этот термин правильно определен в словаре терминов Кодекса как «вид, имеющий название и объективно определяемый по его типовому экземпляру». Эквивалентные определения даются номинальному роду и номинальному семейству.

### **13. 59. Международная комиссия по зоологической номенклатуре**

Обязанности, полномочия и деятельность Комиссии определяются ст. 76—82 Кодекса, Уставом Комиссии (БЗН, 21 (3), 181—185) и Правилами процедуры (БЗН, 22 (1), 3—8).

Ввиду часто возникающих недоразумений следует указать, что правила номенклатуры формулируются и принимаются Зоологическими конгрессами. Зоологические конгрессы — законодательные органы, несущие ответственность за

правила. Комиссия получает полномочия от Международных конгрессов, как указано в ст. 76—79, истолковывать положения Кодекса или приостанавливать применение этих положений в частных случаях и представлять на рассмотрение Конгрессов предложения по устранению неясностей или изменению положений Кодекса.

В частности, Комиссия «правомочна приостанавливать применение любых положений Кодекса, если такое применение в данном частном случае могло бы, по ее суждению, нарушить стабильность и универсальность номенклатуры или привести к путанице» (ст. 79). В силу этих чрезвычайных полномочий она может «аннулировать или признать недействительным любое название, обозначение типа или другой опубликованный номенклатурный акт или любую опубликованную работу, а также признать действительными или ввести замещающие названия» большинством в две трети голосов.

### **13.60. Обращения к Комиссии**

Каждый зоолог может представить на рассмотрение Комиссии случаи, затрагивающие проблемы номенклатуры (ст. 78). Следует, однако, помнить, что Комиссия — это учреждение, предназначенное выносить суждения, а не отыскивать факты. Она ни в коей мере не обязана дополнять или проверять сведения, содержащиеся в адресованных ей обращениях. Зоологу, собирающему представить обращение в Комиссию, следовало бы предварительно изучить стиль таких обращений в последних томах БЗН, а также предварительно неофициально обсудить свое обращение среди коллег-специалистов. Обработка и публикация обращений описаны соответственно в ст. 17 Устава и в Правилах процедуры, раздел ПИС [БЗН, 21 (3) и 22 (1)].

### **13.61. Вопросы, переданные на рассмотрение**

В интересах стабильности номенклатуры крайне важно, чтобы зоологи подчинялись положениям ст. 80. В этой статье указывается, что, «пока вопрос находится на рассмотрении Комиссии, следует поступать как прежде вплоть до момента опубликования решения Комиссии».

### **13.62. Поправки к Кодексу**

Как указывается в ст. 87, поправки в Кодексе могут производиться только Международным зоологическим конгрессом. Все такие поправки сперва обрабатываются Комиссией и представляются Конгрессу только в том случае, если они одобрены большинством голосов в секции по номенклатуре этого Конгресса (ст. 77 и 78a). В соответствии со своим законодательным правом Конгресс может голосованием вводить или исключать отдельные статьи и пересматривать любое решение Комиссии (ст. 78g).

### **13.63. Официальные списки и указатели**

Ст. 14 Устава предусматривает, что «Комиссия должна составлять и вести» следующие списки и указатели:

- Официальный список названий группы семейства в зоологии.
- Официальный список родовых названий в зоологии.
- Официальный список видовых названий в зоологии.
- Официальный указатель отвергнутых и недействительных названий групп семейства в зоологии.

Официальный указатель отвергнутых и недействительных родовых названий в зоологии.

Официальный указатель отвергнутых и недействительных видовых названий в зоологии.

Официальный список работ, утвержденных и пригодных для использования в области зоологической номенклатуры.

Официальный указатель отвергнутых и недействительных работ по зоологической номенклатуре.

Раздел III (А) Правил процедуры возлагает на секретариат Комиссии ответственность за «подготовку и редактирование для печати официальных списков и указателей». Положения Кодекса, имеющие отношение к этим официальным спискам и указателям, содержатся в ст. 23b, 23d, 77 и 78f.

### **13.64. Приложения к Кодексу**

В пяти приложениях к Кодексу рассмотрены различные традиционные правила, существующие в номенклатуре, и приведены некоторые полезные сведения и рекомендации. В отличие от статей 1—87 собственно Кодекса они не обязательны, а имеют скорее тот же статус, что и включенные в Кодекс рекомендации.

Приложение А (Кодекс, стр. 54) содержит правила профессиональной этики. Каждый зоолог должен тщательно изучить восемь пунктов этого приложения, чтобы не нарушать установившихся обычаев и не рисковать утратить уважение своих коллег. Например, ни один зоолог не должен публиковать замещающее название для младшего гомонима при жизни автора этого гомонима, пренебрегая процедурой, описанной в пункте 3. Тем не менее новое название, предлагаемое в нарушение этих положений, пригодно, если оно в остальном соответствует положениям Кодекса.

В приложении В рассматриваются транслитерация и латинизация греческих слов (Кодекс, стр. 55—58).

В приложении С рассматривается латинизация географических названий и имен собственных (Кодекс, стр. 58—59).

Приложение D содержит чрезвычайно детальные и полезные рекомендации по образованию названий (Кодекс, стр. 59—76).

### **13.65. Общие рекомендации**

Приложение E (Кодекс, стр. 77—79) содержит полезную сводку рекомендаций практическому таксономисту. Начинаящий, в частности, должен тщательно изучить эти 24 рекомендации, поскольку они безусловно помогут ему избежать ошибок или по крайней мере улучшить качество своих публикаций. Особенно важны рекомендации 15, 16, 22 и 24.

### **13.66. Словарь терминов и указатель**

Если у зоолога вызывает сомнение смысл слова, использованного в Кодексе, он должен обратиться к словарю терминов. (стр. 80—88).

Даже опытный исследователь иногда испытывает затруднения при отыскании статьи, содержащей положения, относящиеся к некоторому конкретному случаю. Хотя статей всего 86, в целом в Кодексе и в приложениях более 600 отдельных положений (исключая таблицы). Указатель Кодекса (стр. 89—100) — неоценимое руководство при отыскании этих положений. Пункты, напечатанные в указателе жирным шрифтом, отсылают к словарю терминов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Agassiz L., Strickland H. E., 1848. *Bibliographia Zoologiae et Geologiae*, London, Ray Society, vols. 1—4.
- Albrecht F. O., 1962. Physiologie, comportement et écologie des acridiens, etc., *Colloq. Int. Centre Nat. Rech. Sci.* № 114, 283—297.
- Alexander R. D., 1962. The role of behavioral study in cricket classification, *Syst. Zool.*, 11, 53—72.
- Alexander R. D., 1967. Acoustical communication in arthropods, *Ann. Rev. Ent.*, 12, 495—526.
- Amadon D., 1967. The superspecies concept, *Syst. Zool.*, 15, 245—249.
- Anderson E., 1936. Hybridization in american *Tradescantias*, *Ann. Mo. Bot. Garden*, 23, 511—525.
- Anderson E., 1949. *Introgressive hybridization*, John Wiley & Sons, Inc., New York, 199pp.
- Anderson E., 1954. Efficient and inefficient methods of measuring specific differences, In: O. Kempthorne et al. (eds.), *Statistics and mathematics in biology*, Iowa State College Press, Ames, Iowa, pp. 93—106.
- Anderson R. M., 1965. *Methods of collecting and preserving vertebrate animals*, 4th ed., *Bull. Natl. Mus. Canada, Dept. Mines*, № 69, *Biol. Ser.* 18, Ottawa, 199pp.
- Anthony H. E., 1945. The capture and preservation of small mammals for study, *Amer. Mus. Nat. Hist. Sci. Guide* 61, 54pp.
- Arkell W. J., Moy-Thomas J. A., 1940. Paleontology and the taxonomic problem, In J. S. Huxley (ed.), *The new systematics*, Clarendon Press, Oxford, pp. 395—410.
- Bader R. S., 1958. Similarity and recency of common ancestry, *Syst. Zool.*, 7, 184—187.
- Baer J. G. (ed.), 1957. *First symposium on host specificity among parasites of vertebrates*, *Zool. Inst. Univ. Neuchatel*, 324pp.
- Baker W. W., et al., 1958. *Guide to the families of mites. Contribution no. 3*, Institute of Acarology, University of Maryland, College Park, 242pp.
- Balazuc J., 1948. La Tératologie des Coléoptères et expériences de transplantation sur *Tenebrio molitor* L., *Mem. Mus. Natl. d'Hist. Nat. (n. s.)*, 25, 1—293.
- Bates M., 1940. The nomenclature and taxonomic status of the mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* complex, *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 33, 343—356.
- Beckner M., 1959. *The biological way of thought*, Columbia University Press, New York, 200pp.
- Reer J. R. de, Cook E. F., 1957. A method for collecting ectoparasites from birds, *J. Parasitol.*, 43, 445.
- Bessey C. E., 1908. The taxonomic aspect of species, *Amer. Nat.*, 42, 218—224.
- Bianco S. L., 1899. The methods employed at the Naples zoological station for the preservation of marine animals (translated from Italian by E. O. Hovey), *U. S. Nat. Mus. Bull.*, № 39, part M, 3—42.
- Bishop S., 1952. *Handbook of salamanders*, Cornstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, N. Y., 555pp.

- Blackwelder R. E., 1948. The principle of priority in biological nomenclature, *J. Wash. Acad. Sci.*, **38**, 306—309.
- Blackwelder R. E., 1967. *Taxonomy*, John Wiley and Sons, Inc., New York, 698pp.
- Blackwelder R. E., Blackwelder R. M., 1961. *Directory of zoological taxonomists of the world*, Southern Illinois University Press, Carbondale, Ill., 404pp.
- Blackwelder R. E., Boyden A., 1952. The nature of systematics, *Syst. Zool.*, **1**, 26—33.
- Blair W. F. 1962. Non-morphological data in anuran classification, *Syst. Zool.*, **11**, 72—84.
- Blair W. F., 1963. Evolutionary relationships of North American toads of genus *Bufo*, *Evolution*, **17**, 1—16.
- Blaker A. A., 1965. *Photography for scientific publication*. A handbook, W. H. Freeman and Company, San Francisco, 158pp.
- Bloch K., 1956. Zur Theorie der naturwissenschaftlichen Systematik (unter besonderer Berücksichtigung der Biologie), *Acta Biotheoretica*, Leiden, **7**, 1—138.
- Bock W. J., 1963. Evolution and phylogeny in morphologically uniform groups, *Amer. Nat.*, **97**, 265—285.
- Borgmeier T., 1957. Basic question of systematics, *Syst. Zool.*, **6**, 53—69.
- Bottle R. T., Wyatt H. V., 1966. *The usage of biological literature*, Butterworth and Co. (Publishers), Ltd., London, 286pp.
- Bowman R. I., 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches, *Univ. Calif. Publ. in Zool.*, **58**, 1—326.
- Boyce A. J., 1964. The value of some methods of numerical taxonomy with reference to hominoid classification. *The Systematics Assoc. (London) Publ.* № 6, pp. 47—65.
- Brinkmann R., 1929. Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung, *Abhandl. Ges. Wiss. Göttingen, Math. Nat. Kl. (N. F.)*, **13**, 1—249.
- British Museum (Nat. Hist.), 1936ff. *Instructions for collectors*.
- Brown R. W. 1954. *Composition of scientific words. A manual of methods and a lexicon of materials for the practice of logotechnics*, Publ. by the author, Washington (U. S. Nat. Mus.), 882pp.
- Brown W. L., Wilson E. O., 1956. Character displacement, *Syst. Zool.*, **5**, 49—64.
- Brues C. H., Melander A. L., Carpenter F. M., 1954. Classification of insects, *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **108**, 1—917.
- Bryson V., Vogel H. J. (eds.), 1965. *Evolving genes and proteins*, Academic Press, New York and London, 629pp.
- Buchner P., 1966a. Endosymbiosis of animals with plant microorganisms (Interscience) John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Buchner P., 1966b. Die Symbiosen der Palaeococcoidea, *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **56**, 275—362.
- Buck R. C., Hull D. L., 1966. The logical structure of the Linnaean hierarchy, *Syst. Zool.*, **15**, 97—111.
- Bühler P., 1964. Zur Gattungs- und Artbestimmung von Neomys—Schädeln. *Ztschr. Säugetierkunde*, **29**, 65—93.
- Bullis H. R., Jr., Roe R. B., 1967. A bionumeric code application in handling complex and massive faunal data, *Syst. Zool.*, **16**, 52—55.
- Burma B. H., 1948. *Studies in quantitative paleontology. I. Some aspects of the theory and practice of quantitative invertebrate paleontology*, *J. Paleontol.*, **22**, 725—761.
- Busnel R. G., 1963. *Acoustic behavior of animals*, Elsevier Publishing Company, Amsterdam and New York.
- Caillieux A., 1954. How many species? *Evolution*, **8**, 83—84.
- Cain A. J., 1954. The superspecies, *Syst. Zool.*, **3**, 145—146.

- Cain A. J., 1956. The genus in evolutionary taxonomy. *Syst. Zool.*, **5**, 97—109.
- Cain A. J., 1958. Logic and memory in Linnaeus' system of taxonomy, *Proc. Linn. Soc. London*, **169**, 144—163.
- Cain A. J., 1959a. Deductive and inductive methods in post-Linnaean taxonomy, *Proc. Linn. Soc. London*, **170**, 185—217.
- Cain A. J., 1959b. Taxonomic concepts, *Ibis*, **101**, 302—318.
- Cain A. J., 1962. The evolution of taxonomic principles, In G. C. Ainsworth and P. H. A. Sneath (eds.), *Microbial classification*. 12th Symp. Soc. Gen. Microbiology, Cambridge University Press, London, pp. 1—13.
- Cain A. J., Harrison G. A., 1958. An analysis of the taxonomist's judgment of affinity, *Proc. Zool. Soc. London*, **131**, 85—98.
- Cain A. J., Harrison G. A., 1960. Phyletic weighting. *Proc. Zool. Soc. London*, **135**, 1—31.
- Camín J. H., Sokal R. R., 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny, *Evolution*, **19**, 311—326.
- Camp W. H., Gilly C. L., 1943. The structure and origin of species, *Brittonia*, **4**, 323—385.
- De Candolle Augustin P., 1813. *Théorie élémentaire de la botanique*, Chez Deterville, Paris, viii + 500 + 27pp.
- Cappe de Baillon P., 1927. *Recherches sur la tétralogie des insectes*, *Encyclopédie Entomologie*, **8**, 5—291.
- Carpenter G. D. H., 1949. *Pseudacrea eurytus* (L.) (Lep. Nymphalidae): a study of a polymorphic mimic in various degrees of speciation, *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, **100**, 71—133.
- Carson H. L., Clayton F. E., Stalker H. D., 1967. Karyotypic stability and speciation in Hawaiian *Drosophila*, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **57**, 1280—1285.
- Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F., 1964. Analysis of human evolution. In *Genetics today* (Proc. XI Intern. Congr. Genetics, The Hague, 1963), **3**, 923—933, Pergamon Press, New York.
- Chiarelli B., 1966. Caryology and taxonomy of the catarrhine monkeys. *Amer. J. Phys. Anthropol.*, **24**, 155—169.
- Clark G. L., (ed.), 1961. *The encyclopedia of microscopy*, Reinhold Publishing Corporation, New York, 693pp.
- Clausen C. D., 1942. The relation of taxonomy to biological control, *J. Econ. Entomol.*, **35**, 744—748.
- Clay T., 1949. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites, *Evolution*, **3**, 279—299.
- Clay T., 1958. Revisions of Mallophaga genera, *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.*, **7**, 123—208.
- Cochran W. G., 1959. *Sampling techniques*, John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Coleman W., 1964. *Georges Cuvier, zoologist*, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 212pp.
- Conklin H. C., 1962. Lexicographical treatment of folk taxonomies, *Intern. J. Amer. Linguistics*, **28**, 119—141.
- Constance L., 1964. Systematic botany—an unending synthesis, *Taxon*, **13**, 251—273.
- Corliss J. O., 1957. Nomenclatural history of the higher taxa in the subphylum Ciliophora, *Arch. Protistenk.*, **102**, 113—146.
- Corliss J. O., 1959. An illustrated key to the higher groups of the ciliated protozoa, with definition of terms, *J. Protozool.*, **6**, 265—284.
- Corliss J. O., 1962a. Taxonomic procedures in classification of protozoa, *Symp. Soc. Gen. Microbiol.*, **12**, 37—67.
- Corliss J. O., 1962b. Taxonomic-nomenclatural practices in protozoology and the new International Code of Zoological Nomenclature, *J. Protozool.*, **9**, 307—324.
- Corliss J. O., 1963. Establishment of an international type-slide collection for the ciliate protozoa, *J. Protozool.*, **10**, 247—249.

- Crowson R. A., 1958. Darwin and classification, In S. A. Barnett (ed.), *A Century of Darwin*, Harvard University Press, Cambridge, Mass., pp. 102—129.
- Crowson R. A., 1965. Classification, statistics and phylogeny, *Syst. Zool.*, **14**, 144—148.
- Cullen J. M., 1959. Behaviour as a help in taxonomy, *Syst. Assoc. Publ.*, **3**, 131—140.
- Dahl F., 1925. et seq. *Die Tierwelt Deutschlands*, Gustav Fisher, Jena, 55pts. et seq.
- Dall W. H., 1898. Contribution to the tertiary fauna of Florida, *Trans. Wagner Free Inst. Sci. Phila.* **3**, 675—676.
- Darwin C., 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life, John Murray, London, ix + 502pp. (Дарвин Ч., Происхождение видов, Сочинения, т. 3, М.—Л., Изд. АН СССР, 1939.)
- Darwin C., 1964. Facsimile edition ed. by E. Mayr, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Dethier V. G. 1947. *Chemical insect attractants and repellents*, McGraw-Hill Book Company, New York.
- Diamond J. M., 1965. Zoological classification system of a primitive people, *Science*, **151**, 1102—1104.
- Downey J. C., 1962. Host-plant relations as data for butterfly classification, *Syst. Zool.*, **11**, 150—159.
- Dreischach R. R., 1952. Preparing and photographing slides of insect genitalia, *Syst. Zool.*, **1**, 134—136.
- Driver E. C., 1950. *Name that animal. A guide to the identification of the common land and fresh-water animals of the U. S. with special reference to the area east of the Rockies*, Kraushar Press, Northampton, Mass., 558pp.
- Eades D. C., 1965. The inappropriateness of the correlation coefficient as a measure of taxonomic resemblance, *Syst. Zool.*, **14**, 98—100.
- Edmondson W. T., 1949. A formula key to the rotatorian genus *Ptygura*, *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, **68**, 127—135.
- Edmondson W. T. (ed.), 1959. *Ward and Whipple's fresh-water biology*, John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Edmunds G. F., 1962. The principles applied in determining the hierarchical level of the higher categories of Ephemeroptera, *Syst. Zool.*, **11**, 22—31.
- Ehrlich P. R., 1958. The comparative morphology, phylogeny and higher classification of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea), *Univ. Kansas Science Bull.*, **39**, 305—370.
- Ehrlich P. R., 1964. Some axioms of taxonomy, *Syst. Zool.*, **13**, 109—123.
- Elton C., 1947. *Animal ecology*, Sidgwick and Jackson, Ltd., London, xx + 209pp., 13figs.
- Emden F. I. van, 1957. The taxonomic significance of the characters of immature insects, *Ann. Rev. Entomol.*, **2**, 91—106.
- Engelmann W., 1846. *Bibliotheca Historico-Naturalis, Verzeichnis der Bücher über Naturgeschichte 1700—1846*, W. Engelmann, Leipzig, 786pp.
- Evans H. E., 1957. Studies on the comparative ethology of digger wasps of the genus *Bembix*, *Cornell Studies in Entomology*, Cornell University Press, Ithaca, N. Y., 248pp.
- Evans H. E., 1964. The classification and evolution of digger wasps as suggested by larval characters (Hymenoptera: Sphecoidea), *Entomol. News*, **75**, 225—237.
- Evans H. E., 1966. The comparative ethology and evolution of sand wasps, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 526pp.
- Farris J. S., 1966. Estimation of conservatism of characters by consistency within biological populations, *Evolution*, **20**, 587—591.
- Faure J. C., 1943a. The phases of the lesser army worm, *Laphygma exigua* (Hübner), *Farming in S. Africa*, **18**, 69—78.
- Faure J. C., 1943b. Phase variation in the army worm, *Laphygma exempta* (Walk.), *Union S. Africa Dept. Agr. Farm. Bull.*, **243**, 1—17.

- Fell H. B., 1965. The early evolution of the Echinozoa, *Breviora*, no. 219, 1—17.
- Fennah R. G., 1957. A guiding principle for lectotype selection, *Syst. Zool.*, 6, 47—48.
- Ferris G. F., 1928. The principles of systematic entomology, Stanford University Press, Stanford, Calif.
- Fingerman M., 1963. The control of chromatophores, Pergamon Press, New York, 184pp.
- Fisher R. A., 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems, *Ann. Eugenics*, 7, 179—188.
- Fisher R. A., 1938. The statistical use of multiple measurements, *Ann. Eugenics*, 8, 376—386.
- Fitch W. M., Margoliash E., 1967. Construction of phylogenetic trees, *Science*, 155, 279—284.
- Ford E. B., 1945. Polymorphism, *Biol. Rev.*, 20, 73—88.
- Ford E. B., 1965. Genetic polymorphism, The M. I. T. Press, Cambridge, Mass., 101pp.
- Foster J. B., 1965. The evolution of the mammals of the Queen Charlotte Islands, British Columbia, *Occ. Papers Brit. Columbia Prov. Mus.*, № 14, 1—130 (esp. 78—86).
- Francon M., 1961. Progress in microscopy, Pergamon Press, New York, 295pp.
- Garn S. M., Helmrich R. H., 1967. Next step in automated anthropometry, *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 26, 97—99.
- Gatensby J. B., Beans H. W. (eds.), 1950. Lee's microtometist's vademecum, Eleventh edition, McGraw-Hill Book Company, 753pp.
- Gerould J. J., 1921. Blue-green caterpillars: the origin and ecology of a mutation in hemolymph color in *Colias* (*Eurymus*) philodice, *J. Exp. Zool.*, 34, 385—415.
- Gersch M., 1964. Vergleichende Endokrinologie der wirbellosen Tiere, *Akad. Verlagsges.*, Geest und Portig, Leipzig.
- Géry J., 1962. Le problème de la sous-espèce et de sa définition statistique (à propos du coefficient de Mayr—Linsley—Usinger), *Vie et Milieu*, 13, 521—541.
- Ghiselin M. T., 1966a. An application of the theory of definitions to systematic principles, *Syst. Zool.*, 15, 127—130.
- Ghiselin M. T., 1966b. On psychologism in the logic of taxonomic controversies, *Syst. Zool.*, 15, 207—215.
- Gilmour J. S. L., 1940. Taxonomy and philosophy, In: J. S. Huxley (ed.), *The new systematics*, Clarendon Press, Oxford, pp. 461—474.
- Gilmour J. S. L., 1961. Taxonomy, In A. M. MacLeod, L. S. Copley, *Contemporary botanical thought*, Oliver and Boyd Ltd., Edinburgh, pp. 27—45.
- Ginsburg I., 1938. Arithmetical definition of the species, sub-species and race concept, with a proposal for a modified nomenclature, *Zoologica*, 23, 253—286.
- Gisin H., 1964. Synthetische Theorie der Systematik, *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.*, 2, 1—17.
- Goldschmidt R., 1933. *Lymantria*, *Bibliog. Genetica*, 11, 1—185.
- Gosline W. A., 1965. Thoughts on systematic work in outlying areas, *Syst. Zool.*, 14, 59—61.
- Gould S. J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny, *Biol. Rev. (Cambridge Phil. Soc.)*, 41, 587—640.
- Gray P., 1954. *The microtometist's formulary and guide*, McGraw-Hill Book Company, New York.
- Gray P., 1958. *Handbook of basic microtechnique*, McGraw-Hill Book Company, New York.
- Gregg J. R., 1954. *The language of taxonomy*, Columbia University Press, New York, 70pp.
- Grimpe G., Wagler E., 1925. et seq. *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Bd. I et seq.

- Günther K., 1956. Systematik und Stammesgeschichte der Tiere, 1939—1953, Fortschritte der Zoologie, **10**, 33—278.
- Günther K., 1962. Systematik und Stammesgeschichte der Tiere, 1954—1959, Fortschritte der Zoologie, **14**, 268—547.
- Hackett L. W., 1937. Malaria in Europe, Oxford University Press, London, xvi + 366pp., 60figs.
- Haeckel E., 1866. Generelle Morphologie der Organismen, 11, Georg Reiner, Berlin, vii-clx, 462pp.
- Hagmeier E. M., 1958. The inapplicability of the subspecies concept to the North American marten, Syst. Zool., **7**, 1—7.
- Handler P. (ed.), 1964. Biochemistry symposium: Biochemical evolution, Fed. Proc., **23**, 1229—1266.
- Handlirsch A., 1926—1936. Orthoptera, In W. Kükenthal (ed.), Handbuch der Zoologie, De Gruyter, Berlin and Leipzig, **4**, 687—796.
- Harrison G. A., 1959. Environmental determination of the phenotype, Syst. Assoc., № 3, 81—86.
- Hartman W. D., 1958. A re-examination of Bidder's classification of the Calcareae, Syst. Zool., **7**, 97—110.
- Hatheway W. H., 1962. A weighted hybrid index, Evolution, **16**, 1—10.
- Hennig W., 1950. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik, Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370pp.
- Hennig W., 1966. Phylogenetic systematics, University of Illinois Press, Urbana, Ill., 263pp.
- Herrera A. L., 1899. (See Opinion 72, Intern. Commission on Zool. Nomenclature, Smithsonian Inst. Misc. Collect., **73**, 19, 1922).
- Heslop-Harrison J. W., 1962. Purposes and procedures in the taxonomic treatment of higher organisms, Symp. Soc. Gen. Microbiol., no. **12**, 14—36.
- Heslop-Harrison J. W., 1963. Species concepts: Theoretical and practical aspects, In T. Swain (ed.), Chemical plant taxonomy, Academic Press Inc., New York.
- Highton R., 1962. Revision of North American salamanders of the genus Plethodon, Bull. Fla. St. Mus. (Biol. Sci.), **6**, 235—367.
- Holland G. P., 1964. Evolution, classification and host relationships of Siphonaptera, Ann. Rev. Entomol., **9**, 123—146.
- Hopkins G. H. E., 1949. The host-association of the lice on mammals, Proc Zool. Soc. London, **119**, 387—604.
- Hopwood A. T., 1950. Animal classification from the Greeks to Linnaeus, In T. A. Sprague et al. (q. v.), Linn. Soc. London.
- Hoyer H. B., et al., 1964. A molecular approach in the systematics of higher organisms, Science, **144**, 959—967.
- Hull D. L., 1965. The effect of essentialism on taxonomy, Brit. J. Phil. Sci., **15**, 314—326, **16**, 1—18.
- Hull D. L., 1966. Phylogenetic nomenclature, Syst. Zool., **15**, 14—17.
- Hull D. L., 1967. Certainty and circularity in evolutionary taxonomy, Evolution, **21**, 174—189.
- Hurt P., 1949. Bibliography and footnotes. A style manual for college and university students, rev. ed. University of California Press, Berkeley, Calif., xii + 167pp.
- Huxley J. S., 1939. Clines: an auxiliary method in taxonomy, Bijdr. Dierk., **27**, 491—520.
- Huxley J. S. (ed.), 1940. The new systematics, Clarendon Press, Oxford, 583pp.
- Huxley J. S., 1958. Evolutionary processes and taxonomy, with special reference to grades, Uppsala University Arsskr., 1958, **6**, 21—39.
- Imbrie J., 1957. The species problem with fossil animals, In E. Mayr (ed.), The species problem, Amer. Assoc. Adv. Sci., Publ. 50, Washington, D. C., pp. 125—153.
- Inger R. F., 1958. Comments on the definition of genera, Evolution, **12**, 370—384.

- Inger R. F., 1961. Problems in the application of the subspecies concept in vertebrate taxonomy, In W. F. Blair (ed.), Vertebrate speciation, University of Texas Press, Austin, pp. 262—285.
- Inger R. F., 1967. The development of a phylogeny of frogs, *Evolution*, **21**, 369—384.
- Irwin M. R., 1947. Immunogenetics, *Adv. in Genetics*, **1**, 133—159.
- Jepsen G. L., 1944. Phylogenetic trees, *Trans. New York Acad. Sci.*, ser. **2**, 81—92.
- Johnsgard P. A., 1965. Handbook of waterfowl behavior, Cornell University Press, Ithaca, N. Y.
- Jolicœur P., 1959. Multivariate geographical variation in the wolf *Canis lupus* L., *Evolution*, **13**, 283—299.
- Jones R. McClung, 1950. McClung's handbook of microscopical technique, Harper and Row, Publishers, Incorporated, New York.
- Jordan K., 1905. Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation, *Zeitschr. wissensch. Zool.*, **83**, 151—210.
- Keast A., 1961. Bird speciation on the Australian continent, *Bull. Mus. Comp. Zool.*, **123**, 305—495.
- Kendrick W. B., Weresub L. K., 1966. Attempting Neo-Adansonian computer taxonomy at the ordinal level in the Basidiomycetes, *Syst. Zool.*, **15**, 307—329.
- Kennedy J. S., 1956. Phase transformation in locust biology, *Biol. Rev.*, **31**, 349—370.
- Kennedy J. S. (ed.), 1961. Insect polymorphism, *Symp. Roy. Entomol. Soc. London*, No. 1, pp. 1—115.
- Kezer J., Seto T., Pomerat C. M., 1965. Cytological evidence against parallel evolution of *Necturus* and *Proteus*, *Amer. Nat.*, **99**, 153—158.
- Kim K. C., Brown B. W., Cook E. F., 1966. A quantitative taxonomic study of the *Hoplopleura hesperomydis* complex (Anoplura, Hoplopleuridae), with notes on a posteriori taxonomic characters, *Syst. Zool.*, **15**, 24—45.
- Kinsey A. C., 1930. The gallwasp genus *Cynips*, *Indiana Univ. Studies*, **16**, 1—577.
- Kirby H., 1950a. Materials and methods in the study of Protozoa, University of California Press, Berkeley, Calif., 73pp.
- Kirby H., 1950b. Systematic differentiation and evolution of flagellates in termites, *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, **10**, 57—79.
- Knudsen J. W., 1966. Biological techniques. Collecting, preserving and illustrating plants and animals, Harper and Row, Publishers, Incorporated, New York, 525pp.
- Kohn A. J., 1959. The ecology of *Conus* in Hawaii, *Ecol. Monographs*, **29**, 47—90.
- Kohn A. J., Orians G. H., 1962. Ecological data in the classification of closely related species, *Syst. Zool.*, **11**, 119—127.
- Kuhl W., 1949. Das wissenschaftliche Zeichnen in der Biologie und Medizin, W. Kramer, Frankfurt a. M., 179pp.
- Kummel B., Raup D., 1965. Handbook of paleontological techniques, W. H. Freeman and Company, San Francisco, 852pp.
- Lack D., 1947. Darwin's finches, Cambridge University Press, London, 208pp. (Д. Лэк, Дарвиновы вьюрки, ИЛ, М., 1949.)
- Leone C. A. (ed.), 1964. Taxonomic biochemistry and serology, The Ronald Press Company, New York, 728pp.
- Lévi C., 1956. Étude des *Halisarca* de Roscoff. Embryologie et systematique des Dèmosponges, *Arch. Zool. Exptl. Gen.*, **93**, 1—181.
- Lévi C., 1957. Ontogeny and systematics in sponges, *Syst. Zool.*, **6**, 174—183.
- Levi H. W., 1959. Problems in the spider genus *Steatoda* (Theridiidae), *Syst. Zool.*, **8**, 107—116.
- Levi H. W., 1966. The care of alcoholic collections of small invertebrates, *Syst. Zool.*, **15**, 183—188.

- Lewontin R. C., 1966. On the measurement of relative variability, *Syst. Zool.*, **15**, 141—142.
- Lidicker W. Z., Jr., 1962. The nature of subspecific boundaries in a desert rodent and its implication for subspecific taxonomy, *Syst. Zool.*, **11**, 160—171.
- Light S. F., et al., 1954. Intertidal invertebrates of the Central California coast, University of California Press, Berkeley, Calif., 446pp.
- Lindroth C. H., 1957. The Linnaean species of Carabid beetles, *J. Linn. Soc. Zool.*, **43**, 325—341.
- Linnaeus C., 1735. *Systema naturae, sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera et species*, Lugduni Batavorum, 12pp.
- Linnaeus C., 1737. *Critica botanica*, Lugduni Batavorum xiv + 270pp.
- Linnaeus C., 1753. *Fundamenta botanica* (In Alston Charles: *Tirocinium botanicum edinburghense*).
- Linnaeus C., 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, Editio decima. reformata, Tom. I, Laurentii Salvii, Holmiae, 824 pp.
- Linsley E. G., 1937. The effect of stylopization on *Andrena porterae*, *Pan-Pacific Entomol.*, **13**, 157.
- Linsley E. G., 1944. The naming of infraspecific categories, *Ent. News*, **55**, 225—232.
- Linsley E. G., Usinger R. L., 1959. Linnaeus and the development of the international code of zoological nomenclature, *Syst. Zool.*, **8**, 39—47.
- Löve A., 1964. The biological species concept and its evolutionary structure, *Taxon*, **13**, 33—45.
- Lovejoy A. O., 1936. *The great chain of being*, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 382pp.
- Lubnow E., Niethammer G., 1964. *Zur Methodik von Farbmessungen für taxonomische Untersuchungen*, *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. München*, 1963, 646—663.
- Lynes H., 1930. Review of the genus *Cisticola*, *Ibis* (suppl.), 673pp.
- Macfadyen A., 1955. A comparison of methods for extracting soil arthropods, *Soil Zool.*, **1955**, 315—332.
- MacIntyre G. T., 1966. The Miacidae (Mammalia, Carnivora), *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **131**, 115—210.
- Maerz A., Paul M. R., 1950. *A dictionary of color*, 2d ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 208pp.
- Manwell R. D., et al., 1957. Intraspecific variation in parasitic animals, *Syst. Zool.*, **6**, 2—28.
- Maslin T. P., 1952. Morphological criteria of phylogenetic relationship, *Syst. Zool.*, **1**, 49—70.
- Mayr E., 1931. Birds collected during the Whitney South Sea expedition. 12. Notes on *Halcyon chloris* and some of its subspecies, *Amer. Mus. Novitates*, **469**, 1—10.
- Mayr E., 1942. *Systematics and the origin of species*, Columbia University Press, New York, 334pp. (Э. Майр, Систематика и происхождение видов, ИЛ, М., 1947.)
- Mayr E., 1943. In J. A. Oliver, Status of *Uta ornata lateralis*, *Copeia*, p. 102.
- Mayr E., 1954. Notes on nomenclature and classification, *Syst. Zool.*, **3**, 86—89.
- Mayr E. (ed.), 1957a. The species problem, *Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ.* № 50, 395pp.
- Mayr E., 1957b. Species concepts and definitions, See Mayr, 1957a, pp. 1—22.
- Mayr E., 1958. Behavior and systematics, In A. Roe and G. G. Simpson (eds.), *Behavior and evolution*, Yale University Press, New Haven, pp. 341—362.
- Mayr E., 1960. The emergence of evolutionary novelties, In S. Tax (ed.), *The evolution of life*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 349—380.
- Mayr E., 1963. *Animal species and evolution*, The Belknap Press, Harvard Uni-

- versity Press, Cambridge, Mass., 797pp. (Э. Майр, Зоологический вид и эволюция, изд-во «Мир», М., 1968.)
- Майр Е., 1964a. Inferences concerning the Tertiary American bird faunas, Proc. Natl. Acad. Sci., **51**, 280—288.
- Майр Е., 1964b. From molecules to organic diversity, Fed. Proc., **23**, 1231—1235.
- Майр Е., 1964c. The new systematics, In: C. A. Leone (ed.), Taxonomic biochemistry and serology, The Ronald Press Company, N. Y., pp. 13—32.
- Майр Е., 1965a. Classification and phylogeny, Amer. Zool., **5**, 165—174.
- Майр Е., 1965b. Numerical phenetics and taxonomic theory, Syst. Zool., **14**, 73—97.
- Майр Е., 1965c. Classification, identification and sequence of genera and species, L'Oiseau, 35 Special pp. 90—95.
- Майр Е., 1966. The proper spelling of taxonomy, Syst. Zool., **15**, 88.
- Майр Е., 1968a. The role of systematics in biology, Science, **159**, 595—599.
- Майр Е., 1968b. Bryozoa vs. Ectoprocta, Syst. Zool., **17**, 213—216.
- Майр Е., Goodwin R., 1956. Biological materials: Part I, Preserved materials and museum collections, Natl. Acad. Sci., Natl. Res. Council Publ., № 399.
- МакКеван Д. К., 1961. Current tendencies to increase the number of higher taxonomic units among insects, Syst. Zool., **10**, 92—103.
- МакКинней Ф., 1965. The comfort movements of Anatidae, Behavior, **25**, 120—220.
- Мейсе В., 1936. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge, *Passer domesticus* (L.) und *hispaniolensis* (T.), J. Ornithol., **84**, 634—672.
- Меткалф З. П., 1954. The construction of keys, Syst. Zool., **3**, 38—45.
- Миченер С. Д., 1944. Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera), Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **82**, 157—326.
- Миченер С. Д., 1949. Parallelism in the evolution of saturniid moths, Evolution, **3**, 129—141.
- Миченер С. Д., 1952. The Saturniidae (Lepidoptera) of the western hemisphere, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **98**, 335—502.
- Миченер С. Д., 1957. Some bases for higher categories in classification, Syst. Zool., **6**, 160—173.
- Миченер С. Д., 1963. Some future developments in taxonomy, Syst. Zool., **12**, 151—172.
- Миченер С. Д., 1964. The possible use of uninominal nomenclature to increase the stability of names in biology, Syst. Zool., **13**, 182—190.
- Миченер С. Д., Сокал Р. Р., 1957. A quantitative approach to a problem in classification, Evolution, **11**, 130—162.
- Миченер С. Д., Сокал Р. Р., 1966. Two tests of the hypothesis of nonspecificity in the *Hoplitis* complex, Ann. Ent. Soc. Amer., **59**, 1211—1217.
- Миллер Р. Л., Канн Дж. С., 1962. Statistical analysis in the geological sciences, John Wiley and Sons, Inc., New York, 483pp.
- Минкович Е. С., 1965. The effects on classification of slight alterations in numerical technique, Syst. Zool., **14**, 196—213.
- Морэу Р. Е., 1959. The classification of the Musophagidae, Publ. Syst. Assoc., № 3, 113—119.
- Моynihan M., 1959. A revision of the family Laridae (Aves), Amer. Mus. Novitates, № 1928, 42pp.
- Мунроу Е., 1960. An assessment of the contribution of experimental taxonomy to the classification of insects, Rev. Canad. Biol., **19**, 293—319.
- Майерс Г. Г., Левитон А. Е., 1962. Generic classification of the high-altitude pelobatid toads of Asia (Scutigera, Aelurophryne and Oreolalax), Copeia, **1962** (2), 287—291.
- Нидхэм Г. Х., 1958. The practical use of the microscope, Charles C Thomas, Publisher, Springfield, Ill., 493pp.

- Newell N. D., 1947. Intraspecific categories in invertebrate paleontology, *Evolution*, **1**, 163—171.
- Newell N. D., 1956. Fossil populations, In *The species concept in paleontology*, Syst. Assoc. Publ., № 2, 63—82.
- Nichols D. (ed.), 1962. Taxonomy and geography, Syst. Assoc. Publ., № 4, 158pp.
- Oldroyd H., 1958. Collecting, preserving and studying insects, Macmillan, New York, 327pp.
- Oman P. W., Cushman A. P., 1946. Collection and preservation of insects, U. S. Dept. Agr. Misc. Publ., **601**, 1—42.
- Orton G. L., 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification, *Syst. Zool.*, **6**, 79—86.
- Osche G., 1960. Aufgaben und Probleme der Systematik am Beispiel der Nematoden, *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell. Bonn*, **1960**, 329—384.
- Papp C. S., 1968. Scientific illustration: theory and practice, Wm. C. Brown, Dubuque, Iowa, xiv+318 pp.
- Park O., Allee W. C., Shelford V. E., 1939. A laboratory introduction to animal ecology and taxonomy with keys etc., University of Chicago Press, Chicago, x+272 pp., 1—17 pls.
- Parker T. J., Haswell W. A., 1940. A textbook of zoology, 6th ed., Macmillan and Co., Ltd., London, 2 vols.
- Pemberton C. E., 1941. Contributions of the entomologist to Hawaii's welfare, *Hawaiian Planter's Rec.*, **45**, 107—119.
- Pennak R. W., 1953. Fresh-water invertebrates of the United States, The Ronald Press Company, New York, ix+769 pp.
- Perrier E., 1893—1932. *Traité de zoologie*, Masson et Cie, Paris, vols. 1—10
- Peterson A., 1934, 1937. A manual of entomological equipment and methods, Edwards Bros. Pt. 1, Ann Arbor, Mich., 1934, 21 pp. 138 pls. Pt. 2, St. Louis, Mo., 1937, 334 pp.
- Popper K. R., 1950. The open society and its enemies, Vol. 1, The spell of Plato, Routledge and Kegan Paul, Ltd., London, 351 pp.
- Pratt H. S., 1951. A manual of the common invertebrate animals (exclusive of insects), McGraw-Hill Book Company, New York, 854 pp.
- Prosser C. L., Brown F. A., 1961. Comparative animal physiology, 2d ed., W. B. Saunders Co., Philadelphia, 688 pp.
- Publications of the Systematics Association, London, 1953 ff. (1) See Smart and Taylor, 1953. (2) The species concept in paleontology, 1956, ed. by P. C. Sylvester-Bradley. (3) Function and taxonomic importance, 1959, ed. by A. J. Cain. (4) Taxonomy and geography, 1962, ed. by D. Nichols. (5) Speciation in the sea 1963, ed. by J. P. Harding and N. Tebble. (6) Phenetic and phylogenetic classification, 1964, ed. by V. H. Heywood and J. McNeill.
- Raup D. M., 1962. Crystallographic data in echinoderm classification, *Syst. Zool.*, **11**, 97—108.
- Remane A., 1952. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, Akad. Verlagsges., Leipzig, 400 pp.
- Rensch B., 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung, Borntraeger, Berlin, 206 pp.
- Rensch B., 1934. Kurze Anweisung für zoologisch-systematische Studien, Akad. Verlagsges. Leipzig, 116 pp.
- Rensch B., 1947. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution, Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, 407 pp.
- Rensch B., 1959. The laws of evolution, In S. Tax (ed.), The evolution of life, University of Chicago Press, Chicago, pp. 95—116.
- Rensch B., 1960. Evolution above the species level, Columbia University Press, New York, 419 pp.
- Reyment R. A., 1960. Studies on Nigerian Upper Cretaceous and Lower Tertiary Ostracoda, Part 1, *Stockh. Contr. Geol.*, **7**, 1—238.
- Reyment R. A., 1963. Part 2, *Stockh. Contr. Geol.*, **10**, 1—286.

- Ridgway R., 1912. Color standards and color nomenclature, A. Hoen Co., Washington, D. C., iv+43 pp.
- Riech E., 1937. Systematische, anatomische, ökologische und tiergeographische Untersuchungen über die Süßwassermollusken Papuasians und Melanesiens, Archiv Naturgesch. (N. S.) **6**, 37—153.
- Rogers D. J., 1963. Taximetrics — new name, old concept, Brittonia, **15**, 285—290.
- Rohlf F. J., 1963. Classification of *Aedes* by numerical taxonomic methods (Diptera: Culicidae), Ann. Entomol. Soc. Amer., **56**, 798—804.
- Rohlf F. J., 1967. Correlated characters in numerical taxonomy, Syst. Zool., **16**, 109—126.
- Rollins R. C., 1965. On the bases of biological classification, Taxon, **14**, 1—6.
- Rosen D. E., Bailey R. M., 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **126**, 1—176.
- Rozeboom L. E., 1962. Taxonomy concerning mosquito populations, J. Parasitol., **48**, 664—670.
- Russell H., 1963. Notes on methods for the narcotization, killing, fixation and preservation of marine organisms, Systematics-Ecology Program, MBL, Woods Hole, Mass., 70 pp.
- Sabrosky C. W., 1950. Taxonomy and ecology, Ecology, **31**, 151—152.
- Sabrosky C. W., 1955. The interrelations of biological control and taxonomy, J. Econ. Entomol., **48**, 710—714.
- Sailer R. I., 1961. Utilitarian aspects of supergeneric names, Syst. Zool., **10**, 154—156.
- Sakagami S. F., Michener C. D., 1962. The nest architecture of the sweat bees (Halictinae), University of Kansas Press, Lawrence, 135 pp.
- Salt G., 1927. The effects of stylopization an aculeate Hymenoptera, J. Exp. Zool., **48**, 223—231.
- Salt G., 1941. The effects of host upon their insect parasites, Biol. Rev., **16**, 239—264.
- Schaeffer B., Hecht M. K. (eds.), 1965. Symposium: The origin of higher levels of organization, Syst. Zool., **14**, 245—342.
- Schmidt K. P., 1950. More on zoological nomenclature, Science, **111**, 235—236.
- Schnitter H., 1922. Die Najaden der Schweiz, Rev. Hydrol. (suppl), **2**, 1—200.
- Seal H. L., 1964. Multivariate statistical analysis for biologists, Methuen and Co., Ltd., London.
- Selander R. K., et al., 1965. Colorimetric methods in ornithology, Condor, **66**, 491—495.
- Selander R. K., Johnston R. F., 1967. Evolution in the House Sparrow. 1. Intrapopulation variation in N. America, Condor, **69**, 217—258.
- Шаров А. Г., 1965. Evolution and taxonomy, Z. Zool. Syst. Evol., **3**, 349—358.
- Sheals J. G., 1965. The application of computer techniques to Acarine taxonomy: a preliminary examination with species of the *Hypoaspis*—*Androlaelaps* complex (Acarina), Proc. Linn. Soc. London, **176**, 11—21.
- Short L. L., Jr., 1965. Hybridization in the flickers (*Colaptes*) of North America, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **129**, 307—428.
- Sibley C. G., 1957. The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds, Condor, **59**, 166—191.
- Sibley C. G., 1960. The electrophoretic patterns of avian egg—white proteins as taxonomic characters, Ibis, **102**, 215—284.
- Sibley C. G., 1961. Hybridization and isolating mechanisms, In W. F. Blair (ed.), Vertebrate speciation, University of Texas Press, Austin, pp. 69—88.
- Simpson G. G., 1945. The principles of classification and a classification of mammals, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **85**, 1—350.
- Simpson G. G. 1953. The major features of evolution, Columbia University Press, New York, 434 pp.

- Simpson G. G., 1959a. Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959. Proc. Amer. Phil. Soc., **103**, 286—306.
- Simpson G. G., 1959b. The nature and origin of supraspecific taxa, Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., **24**, 255—271.
- Simpson G. G., 1961. Principles of animal taxonomy, Columbia University Press, New York, 247 pp.
- Simpson G. G., 1962a. The status of the study of organisms, Amer. Sci., **50**, 36—45.
- Simpson G. G., 1962b. Primate taxonomy and recent studies of nonhuman primates, Ann. New York Acad. Sci., **102**, 497—514.
- Simpson G. G., 1963. The meaning of taxonomic statements, In S. L. Washburn (ed.), Classification and human evolution, Viking Fund Publ. in Anthropology № 37, 1—31.
- Simpson G. G., 1964. Organisms and molecules in evolution, Science **146**, 1535—1538.
- Simpson G. G., 1965. The geography of evolution, Chilton Company, Book Division, Philadelphia, 249 pp.
- Simpson G. G., Roe A., Lewontin R. C., 1960. Quantitative zoology, rev. ed., Harcourt, Brace and World, Inc., New York, 440 pp.
- Sims R., 1966. The classification of the Megascolecoid earthworms: an investigation of oligochaete systematics by computer techniques, Proc. Linn. Soc. London, **177**, 125—141.
- Smart J., Taylor G. (eds.), 1953. Bibliography of key works for the identification of the British fauna and flora, The Syst. Assoc., c/o Brit. Mus. (Nat. Hist.). Publ. № 1, xi+126 pp.
- Smith H. M., 1946. Handbook of lizards, Comstock Press Associates, Cornell University Press, Ithaca, N. Y., xxi+557 pp.
- Smith H. M., 1965. More evolutionary terms, Syst. Zool., **14**, 57—58.
- Smith H. S., 1942. A race of *Comperiella bifasciata* successfully parasitizes California red scale, J. Econ. Entomol., **35**, 809—812.
- Smith R. C., Painter R. H., 1967. Guide to the literature of the zoological sciences, 7th ed., Burgess Publishing Company, Minneapolis, 238 pp.
- Smith R. I. (ed.), 1964. Keys to marine invertebrates of the Woods Hole Region, Contr. no. 11, Syst. Ecol. Program, Marine Biol. Lab., Woods Hole, 208 pp.
- Smith W. J., 1966. Communication and relationships in the genus *Tyrannus*, Pub. Nuttall Ornith. Club № 6, Cambridge, Mass., 250 pp.
- Sneath P. H. A., 1957. The application of computers to taxonomy, J. Gen. Microbiol., **17**, 201—226.
- Sneath P. H. A., 1962. The construction of taxonomic groups, In Microbial classification, Symposia Soc. Gen. Microbiol., Cambridge University Press № 12, pp. 289—332.
- Sokal R. R., 1965. Statistical methods of systematics, Biol. Rev., **40**, 337—391.
- Sokal R. R., Michener C. D., 1967. The effect of different numerical techniques on the phenetic classification of bees of the Hoplitis complex (Megachilidae). Proc. Linn. Soc. London, **178**, 59—74.
- Sokal R. R., Sneath P. H. A., 1963. Principles of numerical taxonomy W. H. Freeman and Company, San Francisco, 359 pp.
- Sotavalta O., 1964. Studies on the variation of the wing venation of certain tiger moths, Ann. Acad. Sci. Fenn. A IV (Biol.), **74**, 1—41.
- Spieth H. T., 1952. Mating behavior within the genus *Drosophila* (Diptera), Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **99**, 399—474.
- Sprague T. A., et al., 1950. Lectures on the development of taxonomy delivered during the session 1948—1949. Linnaean Society of London in conjunction with the Systematics Association, London, 83 pp.
- Squires D. F., 1966. Data processing and museum collections: a problem for the present, Curator, **9**, 216—227.
- Staffleu F. A., 1963. In M. Adanson, vol. 1, Adanson and his "Familles des plan-

- tes", The Hunt Botanical Library, Carnegie Inst. Tech., Pittsburgh, Pa., Monograph Ser., № 1, pp. 123—264.
- Staniland L. N., 1953. The principles of line illustration. London, 224 pp.
- Stebbins R. C., 1954. Amphibians and reptiles of Western North America, McGraw-Hill Book Company, New York, ix+539 pp.
- Stenzel H. B., 1963. A generic character, can it be lacking in individuals of the species in a given genus? Syst. Zool., 12, 118—121.
- Storey M., Wilmo wsky N. J., 1955. Curatorial practices in zoological research collections. 1. Preliminary report on containers and closures for storing specimens preserved in liquid, Circ. Nat. Hist. Mus. Stanford Univ., № 3, pp. 1—22.
- Stresemann E., 1950. The development of theories which affected the taxonomy of birds, Ibis, 92, 123—131.
- Strickland H. E., 1842. Rules for zoological nomenclature. Report of 12th meeting of British Association held at Manchester in 1842, Brit. Assoc. Adv. Sci. Rept., 105—121.
- Stunkard H. W., 1957. Intraspecific variation in parasitic flatworms, Syst. Zool., 6, 7—18.
- Sturtevant A. H., 1942. The classification of the genus *Grosophila*, with descriptions of nine new species, Univ. Texas Publ., № 4213, pp. 7—51.
- Style Manual for Biological Journals (A. I. B. S.), 1964. 2d ed., 117 pp.
- Svenson H. K., 1945. On the descriptive method of Linnaeus, Rhodora, 47, 273—302, 363—388.
- Sylvester-Bradley P. C., 1951. The subspecies in paleontology, Geol. Mag., 88, 88—102.
- Sylvester-Bradley P. C. (ed.), 1956. The species concept in paleontology, Syst. Assoc. Publ., London, no. 2, p. 145.
- Sylvester-Bradley P. C., 1958. Description of fossil populations, J. Paleontol., 32, 214—235.
- Tavolga W. N., Lanyon W. N. (eds.), 1960. Animal sounds and communication, Amer. Inst. Biol. Sciences, Publ. № 7, 443 pp.
- Taxometrics, 1962 ff. A newsletter dealing with mathematical and statistical aspects of classification, Milano, Italy.
- Thienemann A., 1938. Rassenbildung bei *Planaria alpina*, Jub.—Festschr. Grig. Antipa, pp. 1—21 (from Zool. Ber., 49 (1940), 84—85).
- Thompson W. R., 1952. The philosophical foundation of systematics, Can. Entomol., 84, 1—16.
- Thompson W. R., 1962. Evolution and taxonomy, Studia Entomol., 5, 549—570.
- Throckmorton L. H., 1962. The problem of phylogeny in the genus *Drosophila*, In Studies in Genetics, 2. M. R. Wheeler (ed.), Univ. Texas Publ., № 6205, pp. 207—343.
- Throckmorton L. H., 1965. Similarity versus relationship in *Drosophila*, Syst. Zool., 14, 221—236.
- Throckmorton L. H., 1969. Concordance and discordance of taxonomic characters in *Drosophila* classification, Syst. Zool., (in press).
- Tinbergen N., 1959. Comparative studies of the behavior of gulls (*Laridae*): A progress report, Behavior, 15, 1—70.
- Trelease S. F., 1951. The scientific paper. How to prepare it. How to write it, The Williams and Wilkins Company, Baltimore, xii+163 pp.
- Uvarov B. P., 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytylus* Fieb.), with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts, Bull. Entomol. Res., 12, 135—163.
- Uvarov B. P., 1928. Locusts and grasshoppers, Imperial Bureau of Entomology, London, xiii+352 pp.
- Vacele J., 1961. The Order Pharetronida in Hartman's Classification of the Calcerca, Syst. Zool., 10, 45—47.
- Vachon M., 1952. Etudes sur les scorpions, Institut Pasteur d'Algérie, Algiers.

- Van Tyne J., 1952. Principles and practices in collecting and taxonomic work, *Auk*, **69**, 27—33.
- Vaurie C., 1949. A revision of the bird family *Dicruridae*, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **93**, 205—342.
- Vaurie C., 1955. Pseudo-subspecies, *Acta XI Congr. Int. Orn.*, 1954, Basel.
- Verheyen R., 1958. Contribution à la systematique des Alciformes, *Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, **34**, 1—15.
- Villalobos-Dominguez C., Villalobos J., 1947. Atlas de los colores. El Ateneo, Buenos Aires.
- Voss E. G., 1952. The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology, *J. Sci. Labs. Denison Univ.*, **43**, 1—25.
- Wagner R. P., 1944. Nutritional differences in the *mulleri* group, *Univ. Texas Publ.*, № 4920, pp. 39—41.
- Wagner W., 1962. Dynamische Taxonomie angewandt auf die Delphaciden Mitteleuropas, *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.*, **60**, 111—180.
- Wagstaffe R., Fidler J. H., 1955. The preservation of natural history specimens. Vol. I: Invertebrates, H. F. and G. Witherby, London, 205pp.
- Walker T. J., 1964. Cryptic species among sound—producing ensiferan Orthoptera (Gryllidae and Tettigoniidae), *Quart. Rev. Biol.*, **39**, 345—355.
- Waring H., 1963. Color change mechanisms of cold-blooded vertebrates, *Academic Press Inc.*, New York, 266pp.
- Watson L., Williams W. T., Lance G. H., 1967. A mixed-data numerical approach to angiosperm taxonomy: the classification of Ericales, *Proc. Linn. Soc. London*, **178**, 25—35.
- White M. J. D., 1954. Animal cytology and evolution, 2d ed., Cambridge University Press, Cambridge, England, 454pp.
- White M. J. D., 1957. Cytogenetics and systematic entomology, *Ann. Rev. Entomol.*, **2**, 71—90.
- Wickler W., 1961. Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen, *Fortchr. Zool.*, **13**, 303—365.
- Wickler W., 1967. Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik, In G. Heberer (ed.), *Evolution Organismen*, 3d ed., G. Fischer, Stuttgart, pp. 420—508.
- Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte, 1835 et seq. Bericht über die Leistungen im Gebiete der Naturgeschichte während des Jahres 1834 (... 1922), Berlin.
- Williams C. A., Jr., 1964. Immunochemical analysis of serum proteins of the primates: a study in molecular evolution, In J. Buettner-Janusch (ed.), *Evolutionary and genetic biology of the primates*, Academic Press Inc., New York, № 2, pp. 25—74.
- Wilson E. O., 1965. A consistency test for phylogenies based on contemporaneous species, *Syst. Zool.*, **14**, 214—220.
- Wilson E. O., Brown W. L., 1953. The subspecies concept and its taxonomic application, *Syst. Zool.*, **2**, 97—111.
- Wirth M., Estabrook G. F., Rogers D. J., 1966. A graph theory model for systematic biology with an example for the *Oncidiinae* (Orchidaceae), *Syst. Zool.*, **15**, 59—69.
- Wood A. E., 1950. Porcupines, paleogeography and parallelism, *Evolution*, **4**.
- Wood C. A., 1931. An introduction to the literature of vertebrate zoology, Oxford University Press, London, xii+xix+643pp.
- Wright C. A., 1966. Experimental taxonomy: A review of some techniques and their applications, *Intern. Rev. Gen. Exptl. Zool.*, **2**, 1—42.
- Wright A. H., Wright A. A., 1949. Handbook of frogs and toads. Cornell University Press (Comstock), Ithaca, N. Y., xii+640pp.
- Wright A. H., Wright A. A., 1957. Handbook of snakes, Comstock Press Associates, Cornell University Press, Ithaca, N. Y. (2 vols.), 1105pp.
- Zweifel F. W., 1961. A handbook of biological illustration. Phoenix Books, University of Chicago Press, vii+131pp.

## РАБОТЫ, ИЗ КОТОРЫХ ЗАИМСТВОВАНЫ ИЛЛЮСТРАЦИИ

- Barber H. S., 1951. North American fireflies of the genus *Photuris*, Smithsonian Misc. Coll., **117**, 1—58.
- Bourdon R., 1965. Remarques au sujet de la nouvelle espece "Pseudione convergens" Stock 1960, Cahiers Biol. Marine, **6**, 173—179.
- Fitch H. S., 1940. A biographical study of the ordinoides Artenkreis of garter snakes (Genus *Thamnophis*), Univ. Calif. Publ. Zool., **44**, 1—150.
- Goldschmidt R. B., 1945. Mimetic polymorphism. a controversial chapter of Darwinism, Quart. Rev. Biol., **20**, 147—167, 205—230.
- Hering E. M., 1957. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa einschliesslich des Mittelmeerbeckens, und der Kanarischen Inseln. S-Gravehage.
- Hubbs C. L., Perlmutter A., 1942. Biometric comparison of several samples, with particular reference to racial investigations, Amer. Nat., **76**, 582—592.
- Johnson M., Benson S., 1960. Relationship of the Pocket Gophers of the *Thomomys mazama-talpoides* complex in the Pacific Northwest, Murrelet, **41**, 17—22.
- Kissinger D. G., 1963. The frequency of genera of a particular size in three families of phytophagous beetles, Syst. Zool., **12**, 15—19.
- Lindroth C. H., 1961. On Miscodera Eschz, and related genera (Col., Carabidae), Opuscula entomol., **26**, 145—152.
- Lunk W., 1952. Notes on variation in the Carolina chickadee, Wilson Bull., **64**, 7—21.
- Mayer E., 1940. Speciation phenomena in birds, Amer. Nat., **74**, 249—278.
- Mayr E., Rosen C. B., 1956. Geographic variation and hybridization in populations of Bahama snails (*Cerion*), Amer. Mus. Novitates, No. 1806, 1—48.
- Mayr E., Vaurie C., 1948. Evolution in the family Dicruridae (birds), Evolution, **2**, 238—265.
- McCrone J. D., 1963. Taxonomic status and evolutionary history of the *Geolycosa pikei* complex in the southeastern United States (Araneae, Lycosidae), Amer. Midland Nat., **70**, 47—73.
- Milne M. J., Milne L. T., 1939. Evolutionary trends in caddis worm case construction, Ann. Ent. Soc. Amer., **32**, 533—542.
- Moody P. A., 1958. Serological evidence on the relationships of the Musk Ox, J. Mammalogy, **39**, 554—559.
- Peterson B., 1947. Die geographische Variation einiger Fennoskandischer Lepidopteren, Zool. Bidrag Uppsala, **26**, 329—531.
- Reinig W. F., 1939. Die Evolutionsmechanismen, erläutert an den Hummeln Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Leipzig, **41**, 194. (Zool. Anz., Suppl., **12**, 170—206.)
- Setzer H. W., 1949. Subspeciation in the kangaroo rat, *Dipodomys ordii*. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., **1**, 473—573.
- Sibley G. G., 1954. Hybridization in the red-eyed towhees of Mexico, Evolution, **8**, 252—290.
- Thielcke G., 1964. Lautäusserungen der Vögel in ihrer Bedeutung für die Taxonomie, J. Ornith., **105**, 78—84.
- Vachon M., 1959. Scorpionidea (Chelicerata) de l'Afganistan. (The 3rd Danish Exped. to Central Asia), Zool. Results, **23**, 121—187.
- Wasserman M., 1962. Cytological studies of the repleta group of the genus *Drosophila*: VI The fasciola subgroup, Univ. Texas Publ., No. 6205, 119—134.
- Wells G. P., 1964. Temperature, taxonomic technique and zoogeography of lugworms (*Arenicolidae*, Polychaeta), Helgoländer wissenschaftliche Meerensuntersuchungen, **10**, 404—410.

## УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

- Абернати (Abernathy) 187  
 Агассиц (Agassiz) 138  
 Адансон (Adanson) 77, 104, 241, 250  
 Александер (Alexander) 161  
 Альбрехт (Albrecht) 181  
 Альдрованди (Aldrovandi) 75  
 Амадон (Amadon) 71  
 Андерсон (Anderson) 124, 207, 213, 214, 240  
 Антони (Anthony) 124  
 Аристотель (Aristotle) 24, 74, 76, 77, 78, 84, 85, 249  
 Аркелл (Arkell) 276, 279
- Бак (Buck) 20, 41, 87, 112, 271  
 Бакмен (Buckman) 277  
 Балазук (Balazuk) 185  
 Барбер (Barber) 160  
 Баррио (Barrio) 162  
 Беер (Beer) 124  
 Бейдер (Bader) 232  
 Бейкер (Baker) 136  
 Бекнер (Beckner) 20, 72, 84, 86, 104  
 Берендс (Baerends) 161  
 Бесси (Bessey) 39, 87  
 Бианко (Bianco) 124  
 Бишоп (Bishop) 136  
 Блейр (Blair) 154, 155, 162  
 Блох (Bloch) 83  
 Блэквельдер Р. М. (Blackwelder R. M.) 295  
 Блэквельдер Р. Э. (Blackwelder R. E.) 35, 85, 295, 488  
 Богерт (Bogert) 162  
 Бойден (Boyden) 85  
 Бойс (Boyce) 235, 240, 291  
 Бок (Bock) 76, 106, 241, 242, 278  
 Боргмейер (Borgmeier) 85  
 Боттл (Bottle) 137  
 Боумен (Bowman) 116, 164  
 Брайсон (Bryson) 34, 159  
 Браун Б. (Brown B. W.) 215
- Браун Р. (Brown R. W.) 399  
 Браун У. (Brown W. L.) 58, 148  
 Браун Ф. (Brown F. A.) 157  
 Бринкман (Brinkmann) 51  
 Бриджмен (Bridgman) 89  
 Бриссон (Brisson) 391  
 Брукс (Brooks) 178  
 Брэдли (Bradley) 332, 402  
 Брюс (Brues) 118, 135  
 Буллис (Bullis) 393  
 Бургинья (Bourguignat) 179  
 Бурдон (Bourdon) 184  
 Бурма (Burma) 205, 207  
 Буснель (Busnel) 162  
 Бухнер (Buchner) 165, 178  
 Бэйли (Bailey) 116  
 Бэр (Baer) 164, 248  
 Бэтс (Bates) 23  
 Бюлер (Buhler) 215  
 Бюффон (Buffon) 39, 40, 288
- Ваглер (Wagler) 136  
 Вагнер Р. (Wagner R. P.) 163  
 Вагнер В. (Wagner W.) 105, 243, 245  
 Вагстаф (Wagstaffe) 124  
 Вайат (Wyatt) 137  
 Ван Тине (Van Tyne) 124, 127  
 Ван Эмден (Van Emden) 155  
 Васеле (Vaselet) 282  
 Вассерман (Wasserman) 156  
 Вашон (Vachon) 149  
 Вересаб (Weresub) 237, 240  
 Верхейен (Verheyen) 258  
 Вигорс (Vigors) 87  
 Виллалобос (Villalobos) 308  
 Виллалобос-Домингез (Villalobos-Dominguez) 308  
 Вильмовский (Wilmowsky) 126  
 Вори (Vaurie) 202, 225, 312, 314  
 Восс (Voss) 288, 315  
 Вуд А. (Wood A. E.) 167  
 Вуд К. (Wood C. A.) 139

- Гарн (Garn) 150, 195  
 Гаусс (Gauss) 229  
 Гейнц (Heinz) 277  
 Геккель (Haeckel) 81, 288, 290  
 Гексли (Huxley) 61, 68, 83, 269, 279  
 Герш (Gersch) 183  
 Геснер (Gesner) 75  
 Гизелин (Ghiselin) 20, 240, 265  
 Гизин (Gisin) 72, 88, 90, 268  
 Гинсбург (Ginsburg) 39  
 Гиппократ (Hippocrates) 74  
 Гольдшмидт (Goldschmidt) 187, 190  
 Гослайн (Gosline) 31  
 Грегг (Gregg) 20, 41, 83, 86  
 Гримпе (Grimpe) 136  
 Грэй (Gray) 127  
 Гудвин (Goodwin) 121  
 Гулд (Gould) 182, 258  
 Гюнтер (Günther) 84, 139
- Даймонд (Diamond) 37**  
 Дайс (Dice) 205  
 Даль (Dahl) 136  
 Дарвин (Darwin) 41, 77, 78, 79, 80,  
 87, 89, 90, 96, 108, 112, 114, 249,  
 252, 253, 257, 264, 288, 387  
 Дауни (Downey) 164  
 Де Кандоль (de Candolle) 16  
 Детье (Dethier) 164  
 Джепсен (Jepsen) 288  
 Джеролд (Gerould) 180  
 Джилли (Gilly) 20  
 Джилмур (Gilmour) 87, 285  
 Джоликер (Jolicouer) 222  
 Джонс (Jones) 127  
 Джонсгард (Johnsgard) 161, 274  
 Джонстон (Johnston) 189  
 Добржанский (Dobzhansky) 34  
 Долло (Dollo) 246, 247  
 Драйвер (Driver) 135  
 Дрейзбах (Dreisbach) 153  
 Дэлл (Dall) 179
- Жакино (Jacquinot) 417**  
 Жери (Gery) 218
- Зетцер (Setzer) 54**
- Идес (Eades) 240**  
 Имбри (Imbrie) 50, 51  
 Инджер (Inger) 58, 97, 116, 154, 220,  
 229, 245  
 Иордан (Jordan) 26  
 Ирвин (Irwin) 157
- Кавалли-Сфорца (Cavalli-Sforza) 243  
 Кан (Kahn) 192  
 Капп де Бейон (Carpe de Bailon) 185  
 Карпентер (Carpenter) 118, 135, 191  
 Карсон (Carson) 34, 156, 157, 215  
 Кауп (Kaup) 87  
 Кезер (Kezer) 156  
 Кейл (Keyl) 156  
 Кемин (Camin) 105, 243  
 Кендрик (Kendrick) 237, 240  
 Кеннеди (Kennedy) 181  
 Ким (Kim) 215, 316  
 Кинси (Kinsey) 187  
 Кирби (Kirby) 124, 165  
 Киссингер (Kissinger) 271  
 Кист (Keast) 68  
 Кларк (Clarck) 127  
 Клаузен (Clausen) 23  
 Клей (Clay) 52, 164  
 Клейншмидт (Kleinschmidt) 56  
 Кнудсен (Knudsen) 124  
 Коллинсон (Collinson) 387  
 Колмен (Coleman) 77  
 Кон (Kohn) 163, 164, 212, 225  
 Конклин (Conklin) 74  
 Констанс (Constance) 17  
 Коп (Cope) 246  
 Корлис (Corliss) 100, 127, 319, 386,  
 394, 403, 413  
 Коуэс (Coues) 397  
 Кохран (Cochran) 193  
 Крейн (Crane) 123  
 Кремар (Cretzschmar) 408  
 Кроусон (Crowson) 36, 86, 276  
 Кук (Cook) 124, 215  
 Кул (Kuhl) 322  
 Куллен (Cullen) 161  
 Куммель (Cummel) 124  
 Кушмен (Cuchman) 124  
 Кэйн (Cain) 20, 38, 71, 72, 73, 76, 80,  
 83, 89, 113, 228, 232, 234, 249, 251,  
 307, 391, 410  
 Кэйо (Cailleux) 27  
 Кэмп (Camp) 20  
 Кэтсби (Catesby) 398  
 Кювье (Cuvier) 77, 80, 288  
 Кюкенталь (Kükenthal) 263
- Лавджой (Lovejoy) 74**  
 Лайдикер (Lidicker) 208, 222  
 Лайнс (Lynes) 123  
 Лайт (Light) 135  
 Ламарк (Lamarck) 39, 77, 78, 288  
 Ланк (Lunk) 201  
 Ланс (Lance) 266  
 Ланьон (Lanyon) 162  
 Лёве (Löve) 38

- Леви (Levi) 126, 155, 215, 282  
 Левитан (Levitan) 402  
 Левонтин (Lewontin) 191, 192, 194, 199, 204  
 Леон (Leone) 34, 157  
 Лераас (Leraas) 205  
 Ли (Lee) 127  
 Линдрот (Lindroth) 290, 291, 410, 411  
 Линней (Linnaeus) 16, 25, 38, 41, 43, 53, 56, 59, 74, 75, 76, 77, 80, 84, 85, 87, 103, 110, 112, 113, 114, 118, 134, 174, 263, 274, 276, 280, 303, 309, 331, 332, 387, 389, 391, 392, 393, 398, 401, 403, 405, 406, 410, 411  
 Линсли (Linsley) 183, 331, 385, 388, 403, 405, 406, 408  
 Литтлджон (Littljohn) 162  
 Локар (Locard) 179, 180  
 Лоренц (Lorenz) 56  
 Лубнов (Lubnow) 308  
 Лэк (Lack) 115, 164
- Майерс (Myers) 402**  
 Майр (Mayr) 17, 23, 38, 40, 41, 44, 45, 46, 47, 48, 50, 53, 55, 57, 59, 61, 63, 65, 69, 70, 71, 72, 84, 88, 89, 91, 97, 100, 109, 112, 121, 123, 144, 148, 153, 156, 157, 159, 161, 163, 164, 166, 174, 180, 181, 189, 202, 210, 211, 216, 217, 224, 225, 226, 229, 230, 239, 242, 260, 265, 271, 272, 285, 291, 385, 388, 403, 404, 405, 406, 408  
 Мак-Ингайр (MacIntyre) 279, 280  
 Мак-Кеван (McKevan) 274  
 Мак-Кинни (McKinney) 162  
 Мак-Кроун (McCrone) 221  
 Макфедьен (MacFadyen) 124  
 Мануэл (Manwell) 210  
 Марголиаш (Margoliash) 243  
 Маттей (Matthey) 156  
 Махаланобис (Mahalanobis) 218  
 Мёбиус (Möbius) 25  
 Мейзе (Meise) 214  
 Меландер (Melander) 118, 135  
 Меррем (Merrem) 40  
 Мерц (Maerz) 308  
 Меслин (Maslin) 105, 245, 247, 251  
 Меткаф (Metcalf) 315  
 Мечем (Mechem) 162  
 Миллер (Miller) 192  
 Милн (Milne) 288  
 Минкоф (Minkoff) 235, 240, 291  
 Миченер (Michener) 17, 44, 72, 109, 114, 161, 228, 229, 234, 238, 240, 242, 256, 265, 267, 268, 278, 288, 392, 393  
 Мойнинген (Moynihan) 161
- Мой-Томас (Moy-Thomas) 276, 279  
 Моро (Moreau) 272  
 Муди (Moody) 158  
 Мунро (Munroe) 154  
 Мэйн (Main) 162  
 Мэкен (Mason) 410  
 Мэтьюз (Mathews) 417  
 Мюллер (Müller) 23
- Нив (Neave) 138**  
 Нидхэм (Needham) 127  
 Никольс (Nichols) 165  
 Нитхаммер (Niethammer) 308  
 Ньюэл (Newell) 60
- Окен (Oken) 87**  
 Оккам (Occam) 39  
 Олдройд (Oldroyd) 124  
 Оман (Oman) 124  
 Орианс (Orians) 164, 212, 225  
 Ортон (Orton) 154  
 Оуэн (Owen) 106  
 Оше (Osche) 265, 266
- Пайнтер (Painter) 137**  
 Паллас (Pallas) 288  
 Папп (Papp) 322  
 Парк (Park) 136  
 Паркер (Parker) 263  
 Пембертон (Pemberton) 22  
 Пеннак (Pennak) 135  
 Перлмуттер (Perlmutter) 204  
 Перье (Perrier) 118  
 Петерсен (Petersen) 62  
 Петерсон (Peterson) 124  
 Питерс (Peters) 312, 417  
 Платон 24, 85  
 Плиний 76  
 Пол (Paul) 308  
 Поппер (Popper) 85  
 Пратт (Pratt) 136  
 Проссер (Prosser) 157
- Райд (Ride) 218**  
 Райт А. А. (Wright A. A.) 136  
 Райт А. Х. (Wright A. H.) 136  
 Райт К. (Wright C. A.) 158  
 Рассел (Russel) 124  
 Рауп (Raup) 124, 151  
 Рёвер (Roewer) 274  
 Реймент (Reyment) 192, 218  
 Рейниг (Reinig) 66  
 Ремане (Remane) 28, 83, 106, 107, 245, 251

- Ренш (Rensch) 56, 70, 89, 97, 107, 246, 304  
 Риджуэй (Ridgway) 308, 311  
 Рих (Riech) 189  
 Робине (Robinet) 39  
 Роджерс (Rogers) 235  
 Розебум (Rozeboom) 33  
 Розен (Rosen) 116  
 Роллинс (Rollins) 17, 88  
 Рольф (Rohlf) 235, 236  
 Роэ (Roe) 191, 192, 194, 204, 393  
 Рэй (Ray) 53, 75, 78
- Саброски (Sabrosky) 23, 28  
 Сайбли (Sibley) 49, 148, 158, 224, 239  
 Сайлер (Sailer) 274  
 Сакагами (Sakagami) 161  
 Свенсон (Svenson) 303, 391, 410  
 Свенсон (Swainson) 87  
 Сил (Seal) 192, 218, 235  
 Силендер (Selander) 189, 308  
 Сильвестр-Брэдли (Sylvester-Bradley) 50, 51, 52, 60  
 Симс (Sims) 241  
 Симпсон (Simpson) 16, 18, 19, 20, 23, 30, 35, 38, 39, 42, 44, 45, 50, 57, 59, 60, 61, 70, 72, 73, 80, 84, 86, 87, 88, 91, 95, 96, 97, 102, 103, 104, 106, 107, 108, 109, 159, 165, 191, 192, 194, 204, 228, 229, 245, 246, 251, 278, 304, 308, 329, 390, 403, 411, 412  
 Скайрс (Squires) 129  
 Сمارт (Smart) 136  
 Смит Р. (Smith R. C.) 137  
 Смит С. (Smith S. G.) 156  
 Смит У. (Smith W. J.) 161  
 Смит Х. М. (Smith H. M.) 136, 223  
 Смит Х. С. (Smith H. S.) 181  
 Снит (Sneath) 20, 84, 88, 104, 233, 234, 266  
 Сокал (Sokal) 20, 84, 88, 105, 192, 234, 240, 242, 243, 266  
 Солт (Salt) 180, 183  
 Сотавалта (Sotavalta) 146, 254  
 Спит (Speath) 161  
 Спраг (Sprague) 73  
 Станиленд (Staniland) 322  
 Станкард (Stunkard) 52  
 Стеббинс (Stebbins) 136  
 Стензел (Stenzel) 96  
 Стертевант (Sturtevant) 34, 233  
 Стефлю (Stafleu) 241  
 Стиртон (Stirton) 289  
 Стокер (Stalker) 215  
 Столл (Stoll) 332  
 Сторер (Storer) 215  
 Стори (Storey) 126
- Стоун (Stone) 156, 215  
 Стрикланд (Strickland) 138, 331, 387
- Таволга (Tavolga) 162  
 Тильке (Thielcke) 161  
 Тинберген (Tinbergen) 161  
 Тинеман (Thienemann) 399  
 Томпсон (Thompson) 85  
 Трелиз (Trelease) 324  
 Трокмортон (Throckmorton) 92, 93, 153, 158, 237, 251, 252
- Уайт (White) 46, 156  
 Уайтней (Whitney) 123  
 Уваров (Uvarov) 181  
 Уиклер (Wickler) 106, 161  
 Уилер (Wheeler) 34, 182  
 Уилсон (Wilson) 58, 105, 148, 243  
 Уильямс (Williams) 157, 226  
 Уирт (Wirth) 266  
 Уокер (Walker) 161, 211  
 Уоринг (Waring) 183  
 Уотсон (Watson) 266  
 Уэлс (Wells) 166  
 Уэлш (Walsh) 40
- Фабрициус (Fabricius) 387  
 Фелл (Fell) 281  
 Фенна (Fennah) 414  
 Феррис (Ferris) 305, 309, 322  
 Фидлер (Fidler) 124  
 Фингерман (Fingerman) 183  
 Фитч (Fitch) 203, 243  
 Фишер (Fisher) 215  
 Фогель (Fogel) 34, 159  
 Фойгт (Foight) 40  
 Фор (Faur) 181  
 Форд (Ford) 189  
 Фостер (Foster) 215  
 Франкон (Francon) 127  
 Фридмен (Friedmann) 311  
 Фризе (Friese) 237  
 Фултон (Fulton) 161  
 Фэррис (Farriss) 252
- Хайтон (Highton) 219, 220  
 Халка (Halkka) 156  
 Халл (Hull) 20, 41, 86, 87, 98, 112, 271, 393  
 Хандлер (Handler) 34, 158  
 Хандлирш (Handlirsch) 263  
 Харрисон (Harrison) 72, 89, 180, 232, 234, 251

- Харт (Hurt) 324  
Хартман (Hartman) 282  
Хейлмайр (Hellmayr) 312  
Хелмрих (Helmrich) 150, 195  
Хенниг (Hennig) 83, 89, 91, 92, 93, 95,  
105, 107, 228, 232, 243, 244, 245, 246,  
248, 251, 252, 278, 292  
Херинг (Hering) 151  
Херрера (Herrera) 392  
Хесуэл (Haswell) 263  
Хехт (Hecht) 109  
Хилл (Hill) 234  
Хислоп-Харрисон (Heslop-Harrison)  
38  
Ходсон (Hodson) 136  
Хойер (Hoyer) 159, 233  
Холланд (Holland) 104, 164  
Хомброн (Hombron) 417  
Хопвуд (Hopwood) 73  
Хопкинс (Hopkins) 164  
Хьюз-Шредер (Hughes-Schrader) 156  
Хэббс (Hubbs) 204, 329  
Хэгмайер (Hagmeier) 222  
Хэкетт (Hackett) 22  
Хэтвей (Hathway) 206, 207, 215
- Ц**вейфель (Zweifel) 322
- Ч**иарелли (Chiarelli) 156
- Ш**аров А. Г. 93  
Шелли (Shelley) 408  
Шелфорд (Shelford) 136  
Шерборн (Sherborn) 138  
Шеффер (Schaeffer) 109  
Шилс (Sheals) 241  
Шмидт (Schmidt) 329, 388  
Шниттер (Schnitter) 179  
Шорт (Short) 227  
Штреземан (Stresemann) 87
- Э**ванс (Evans) 154, 161, 247  
Эдвардс (Edwards) 243  
Эдди (Eddy) 136  
Эдмондсон (Edmondson) 135, 322  
Экс (Ax) 282  
Эли (Alee) 136  
Элтон (Elton) 21  
Элтрингем (Eltringham) 190  
Энгельман (Engelmann) 138  
Эрлих (Ehrlich) 17, 109  
Эсsig (Essig) 187
- Ю**зингер (Usinger) 331, 385, 388, 403  
405, 408
- Я**нг (Young) 414

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Автор, имя 325  
— названия 359, 407  
Авторство 407  
Агамный вид 45  
Адаптации частные 148  
Адаптация 147  
Адаптивная зона 268  
Адекватная выборка 121, 194  
Аллометрическая изменчивость 181  
Аллометрия 181—182  
Аллопатрическая гибридизация 223  
Аллопатрические виды 222  
— выборки 216—227  
Аллопатричность, типы 223  
Альфа-таксономия 30  
Амфилоидия 48  
Аналогичные признаки 106  
Аналогия 106  
Анонимные названия 340  
Апоморфные признаки 244  
Апостериорное взвешивание 78, 249—  
259  
Априорное взвешивание 249  
Аристотелева философия 112  
Аристотелевская концепция типов 410  
Artenkreis 70  
Атласы 298  
Аутентичные экземпляры 141
- Бакулюм 153, 236  
Безмерный вид 41, 53  
Бесполое размножение 45  
Беспольные организмы, совокупности 63  
Беспольный вид 45  
Бета-таксономия 30  
Библиография и ссылки на литературу 323—324  
— текущая 137—139  
Бинарная номенклатура 391  
Биомен 44, 335, 391  
Биномиальная номенклатура 391  
Биномиальная номенклатура 337, 391
- Биологическая классификация 72—  
107  
— концепция вида 40  
— систематика 30  
Биологические меры борьбы 22  
Биология прикладная 22—23  
— теоретическая 23  
Биотопическая изменчивость 178  
Биохимические признаки 157  
Биохимия сравнительная 21, 102  
Благодарности 326  
Близость 230
- Важные даты 390  
Варианты внутрипопуляционные 63  
Вариетет 357, 406  
Ветвление 270  
Взвешивание 250  
— апостериорное 78, 249—259  
— априорное 249  
— затруднения 259  
— значение 241  
— филетическое 259
- Вид 40  
— агамный 45  
— безмерный 41, 53  
— беспольный 45  
— категория 36—52  
— концепции 38—42  
— концепция биологическая 40  
— — — трудности применения 44  
— — — номиналистская 39  
— — — типологическая 38  
— морфологический 20  
— относительность 41  
— проблема 36
- Видовая группа, названия таксонов  
339, 357, 405  
Видовое название 335, 405  
Видообразование, незавершенность 46  
Виды аллопатрические 222  
— вымершие 27

- Виды группы 64, 273  
 — двойники 163, 211  
 — инвентаризация 25  
 — монотипические 53  
 — названия 44  
 — номинальные 139, 418  
 Виды, объединение 229  
 — парapatрические 224  
 — политипические 53—57  
 — примитивные 245  
 — промежуточные 277  
 — число (таблица) 25—27  
 Виутривидовые категории 57  
 — термины 57  
 Виутрипопуляционные варианты 63  
 Вогнутая кривая 271  
 Возрастная изменчивость 174  
 Вопросы, переданные на рассмотрение 383, 419  
 Временные подвиды 59  
 Вторичная интерградация 224  
 — зона 66  
 Выборка адекватная 121, 194  
 — из популяции 197  
 — размер 121—122  
 Выборки 193  
 — аллопатрические 216—227  
 — взятые 193  
 — несмещенные 125, 193  
 — симпатрические 209—216  
 Выделение совокупиостей 25  
 Вымершие виды 27, 59  
 Высшие категории 112  
 — таксоны, названия 403  
 Высший таксон 108
- Гамма-таксономия 30  
 Генетическая изменчивость 185—191  
 — программа 97  
 Генетические признаки 155  
 Генитальный аппарат, структуры 153  
 Генотип 97, 145, 250  
 Геофонд 40  
 Географическая раса 60  
 Географические признаки 165  
 Географический изолят 66  
 Географическое перекрывание 58  
 — распространение 248  
 Гибридизация 47, 223, 224  
 — аллопатрическая 223  
 — нерегулярная 224  
 — симпатрическая 47  
 Гибридный индекс 214  
 Гибриды 334, 395  
 Гинандроморфы 188  
 Гиподигм 308, 412  
 Гистограммы 204
- Голотип 308, 376, 414  
 Гомологичные признаки 106  
 Гомология 106  
 Гомонимия 361, 404, 407  
 — названий семейств 354, 361, 404  
 — подвидов 409  
 Гомонимы вторичные 364, 407  
 — замещение отвергнутых 365, 409  
 — младшие 365  
 — первичные 364, 407, 408  
 — субъективные 408  
 Горизонтальная классификация 279  
 Градиент признака 61  
 Грады 279  
 Грамматический род родовых названий 349, 350, 400  
 Графическое представление данных 203—208, 287  
 Графы 266  
 Группа (нейтральный термин) 64  
 — видов 64, 273  
 Группирование 29, 266, 269, 270  
 Группы сборные 356, 405
- Данные числовые 308  
 Дата опубликования 343, 396  
 Даты важные 390  
 Действительность (валидность) названия 344, 394, 396  
 — принцип 408  
 Декларации 381  
 Дем 62  
 Дендрогаммы 288—293  
 Диагноз 303—304  
 — дифференциальный 304, 340, 395  
 Диаграммы разброса 201, 205, 213  
 — статистических характеристик 205  
 Диакритические знаки 348, 352, 400  
 Дивергенция 270  
 — конкурентная 148  
 Дискриминантные функции 215  
 Дифференциальный диагноз 304, 340, 395  
 Дихотомический скобочный ключ 318  
 Длина общая 195  
 ДНК, установление гомологии первичных структур 159  
 Дочерние линии 93  
 Дробители 263, 273—275  
 Дублеты 131
- Единство генетическое 40  
 — экологическое 40  
 Естественная система 77, 87
- Заимствование 132

- Законы филогенетические 107  
 Замещающее название 409  
 — — тип 412  
 Замещение отвергнутых гомонимов 409  
 Звуки, анализ 161—162  
 Зона адаптивная 268  
 — вторичной интерградации 66  
 Зоологическая классификация 73
- Иерархия категорий** 108—119  
 — линнеевская 110  
**Избыточные признаки** 145, 257  
**Извлечение информации** 262—280  
**Изменение названия** 392  
**Изменения посмертные** 185  
**Изменчивость аллометрическая** 181  
 — анализ 170—208  
 — биотопическая 178  
 — возрастная 174  
 — вызванная временными климатическими изменениями 180  
 — генетическая 185—191  
 — зависящая от плотности популяции 181  
 — индивидуальная 172—173, 188—191  
 — — во времени 174  
 — негенетическая 174—185  
 — нейрогенная 182  
 — непрерывная 188  
 — перекрывание 213  
 — прерывистая 189  
 — связанная с полом 186  
 — сезонная 150, 151  
 — общественных насекомых 178  
 — определяемая хозяином 180  
 — тератологическая 183  
 — травматическая 183—185
- Измерения** 194  
 — запись результатов 197  
 — линейные 199  
 — техника 196
- Измеримые признаки** 195  
**Измерительные инструменты** 196  
**Изолированные популяции, классификация** 225  
**Изолирующие механизмы** 40—41, 148  
**Изолят географический** 66  
 — периферический 66  
**Изоляция репродуктивная** 172  
**Изофены** 61  
**Иллюстрации** 141, 309, 322—323  
**Иммуногенетика** 157  
**Имя автора** 325  
**Индивидуальная изменчивость** 172—173, 188—191
- Интерградация** 66  
 — вторичная 224  
 — первичная 223  
**Интерсексы** 188  
**Информация, извлечение** 262—280, 295  
 — хранение 29, 262  
**Инфракласс** 111  
**Инфраотряд** 111, 277  
**Инфраподвидовые категории** 61  
 — названия 337, 390, 406  
 — формы 334, 357, 406—407  
**Исключение конкурентное** 148, 162—163  
**Ископаемые** 21, 171, 310  
**История таксономии, периоды** 73—84
- Картотека** 129  
**Карты** 207—208, 323  
**Касты насекомых** 178  
**Каталог** 137, 300  
 — составление 128  
**Категории внутривидовые** 57  
 — высшие 112  
 — иерархия 108—119  
 — инфраподвидовые 61  
 — равнозначный статус 354, 356, 358, 404
- Категория** 20  
 — вида 36—52  
 — высшая 112  
**Кладизм** 89, 264  
**Кладограмма** 292  
**Классификатор, деятельность** 282  
**Классификация** 18, 145—147  
 — биологическая 72—107  
 — горизонтальная 279  
 — зоологическая 73  
 — и извлечение информации 262—280  
 — история 73—84  
 — построение 119  
 — представление 285  
 — провизорность 100  
 — процедура 228—293  
 — стадии 30  
 — теории 84—97, 100  
 — усовершенствование 280—285  
 — цели 99  
 — эволюционная 96
- Классифицирование** 228—293  
**Классы** 118  
**Клина** 61  
**Ключ дихотомический скобочный** 318  
 — рисуночный 319  
 — ступенчатый 318  
**Ключевые признаки** 67, 322

- Ключи 67, 315—322  
 Когорта 111  
 Кодекс (см. Международный кодекс зоологической номенклатуры)  
 Количественные данные, графическое представление 203  
 — — нанесение на карту 207  
 Коллектирование 123, 124  
 Коллекции 120—133  
 — концентрация 133  
 — объем 122  
 — расположение 129  
 — сортировка 133  
 — состав 125  
 — хранение 127—133  
 — цели 121  
 — ценность 120  
 Кольцевые перекрывания 50  
 Комиссия по зоологической номенклатуре 332, 380, 418—419  
 Комплекс 64  
 Конвергенция 232, 259  
 Конкурентная дивергенция признака 148  
 Конкурентное исключение 148, 162—163  
 Концепции вида 38—42  
 Концепция пригодности 394  
 Коррелированные признаки 114, 253  
 Корреляция филетическая 254  
 — функциональная 257—258  
 Котил 377  
 Коэффициент вариации 198  
 — различия 217—219  
 Коэффициенты сходства 235  
 Краткие очерки 296  
 Критерий пригодности 336, 394  
 —  $t$  202  
 — хи-квадрат 203  
  
 Лектотипы 377, 389, 414  
 Линнеевская иерархия 110  
 — номенклатура 391  
 Линнеевские типы 411  
 Линейная последовательность 286, 288  
 Линейное перекрывание 217  
 Линейные измерения 199  
 Литература 137  
 — зоологическая первичная 397  
 — тексономическая 138  
 Личиночная стадия 154, 175  
 Личиночные признаки 154  
 Логические заключения о границах таксонов 101  
 Любитель, его роль в систематике 34  
  
 Макротаксономия 228  
 Материал 136  
 — типовой 414  
 — утраченный 132  
 Матрица данных 234  
 Международный кодекс зоологической номенклатуры 331, 334—384  
 — — — история 331  
 — — — комментарии 385—420  
 — — — сфера действия 389  
 — — — текст 334—384  
 Меристическая изменчивость 200  
 Меристические признаки 176, 194, 200  
 Метаморфоз 154  
 Метод Q 135  
 — R 235  
 — типа 410  
 Микровиды 46  
 Микроскопическая техника 127  
 Миметический полиморфизм 190  
 Младшие гомонимы 365  
 — синонимы 341, 396  
 Мнения 332, 381  
 Многомерный анализ 213, 216  
 Мозанчная эволюция 105, 240, 261, 287  
 Моногенные признаки 255  
 Монографии 297  
 Монотетический таксон 104  
 Монотипические виды 53  
 Монофилия 94, 166  
 Морфологические признаки 150  
 Морфологический вид 20  
 Морфы 63  
 Мышление в популяционных понятиях 23  
  
 Надвид 70—71  
 Название, автор 359, 407  
 — видовое 335, 405  
 — в синонимике 386  
 — действительность (валидность) 344, 394, 396  
 — замещающее 409  
 — изменение 392  
 — подвидовое 335, 405  
 — пригодное 336, 394  
 — тривиальное 391  
 Названия 390  
 — анонимные 340  
 — видов 44  
 — видовой группы 339, 357, 405  
 — высших таксонов 403  
 — гибридов 395  
 — группы семейства 353, 401, 404  
 — инфраподвидовые 337, 390, 406  
 — народные 391

- Названия образование 347, 399  
 — опубликованные одновременно 346, 399  
 — отвергнутые 394  
 — родовой группы 339, 405  
 — родовые 335, 358, 405  
 — — грамматический род 349, 350, 400  
 — семейств 401, 402  
 — — гомонимия 354, 361, 404  
 — типы 394  
 — употребленные в рукописи 312  
 — экземпляров 390  
 Написание гомонимичное 363—364  
 — первоначальное 351, 401  
 Народные названия 391  
 Научная номенклатура 391  
 Негенетическая изменчивость 174—185  
 Незавершенность видообразования 46  
 Нейрогенная изменчивость 182  
 Нейтральные термины 63  
 Необратимость 259  
 Неотипы 378, 415  
 Непрерывная изменчивость 188  
 Непрерывность эволюционная 50, 279  
 Нерегулярная гибридизация 224  
 Несмещенные выборки 125, 193  
 Ниша пищевая 257  
 Новая систематика 68, 83  
 Номенклатура бинарная 391  
 — биномиальная 391  
 — биномиальная 337, 391  
 — зоологическая 329—384  
 — иице системы 392  
 — линневская 391  
 — научная 391  
 — теория 332  
 Номинализм 87  
 Номиналистическая концепция вида 39  
 Номинальные виды 139, 418  
 Номинальный таксон 418  
 Номинативный таксон 354, 356, 358, 366, 404  
 Обзоры 296  
 Обмен материалом 131  
 Обособленность 267  
 Обратимость 259  
 Обратная сила 390  
 Общая длина 195  
 Общее сходство 233  
 Общественные насекомые, изменчивость 178  
 Объединение 275  
 Объединители 293, 273—275  
 Объективные синонимы 365, 366, 368, 396  
 Ограничение 344  
 — правило 397  
 Окончания названий таксонов 111, 353, 403  
 Окраска 151, 308  
 — описание 185, 308  
 Ономатофор 411  
 Операционализм 88, 89  
 Описание (я) 303—311  
 — высшего таксона 310  
 — новых таксонов 296  
 — первое (оригинальное) 139, 304  
 — содержание 307  
 Определение 18, 85, 133—136, 147  
 — процесс 135  
 — отдельных экземпляров 135  
 Определения 18—20, 42  
 Опубликование в синонимике 338, 394  
 — дата 343, 396  
 — критерии 336, 393  
 — одновременное 346, 399  
 Отвергнутые названия 394  
 Отряды 118  
 Официальные списки 382, 419  
 — указатели 419  
 Ошибочная идентификация 358, 373, 412  
 — — типов 412  
 Палеонтология 50—52  
 Паразитизм 183  
 Паразиты 52, 164, 210, 248, 265, 333  
 Параллелизм 102, 278  
 Параллельная эволюция 278  
 Парапатрические виды 224  
 Парапатрия 70  
 Паратипы 377, 413  
 Партеогенез 63  
 Первичная зоологическая литература 397  
 — интерградация 223  
 Первичные гомонимы 364, 407, 408  
 Первоначальное написание 351, 401  
 Первый ревизующий 346, 352, 389  
 Перекрытие географическое 58  
 — изменчивости 213  
 — линейное 217  
 Перекрытия кольцевые 50  
 Переописания 309  
 Периферический изолят 66  
 Пиктограмма 206, 207  
 Пищевая ниша 257  
 Плезоморфные признаки 244  
 Поведение 159  
 Подвид 57, 222

- Подвид или нет? 216  
   — номенклатура 59  
   — трудности применения 58  
 Подвидовое название 335, 405  
 Подвиды временные 59  
   — выделение 218  
   — границы 221  
   — политопные 59, 222  
 Подготовка материала 127  
 Подрод 335  
 Поколения, чередования 186  
 Полевой номер 128  
 Полевые определители 299  
 Полиморфизм 189  
   — миметический 190  
 Полиплоидия 156, 213  
 Политетический таксон 104, 109  
 Политипические виды 53—57  
 Политопный подвид 59, 222  
 Полифилия 94—95  
 Половые признаки 186  
   — различия 186  
 Полувиды 50, 71  
 Поправки 401  
   — к Кодексу 384, 419  
 Популяции изолированные, классификация 225  
 Популяционная систематика 81  
   — структура 65  
   — таксономия 64  
 Популяционный континуум 65  
 Популяция 45  
   — бесполоя 45  
 Порочный круг 98  
 Последовательность линейная 285, 286  
   — признаков 305  
 Посмертные изменения 185  
 Постоянство 252  
 Правила филогенетические 246  
 Правило де Кандоля 373  
   — Долло 246  
   — Копа 246  
   — ограничения 397  
   — 75% 218  
 Предковые признаки 244, 245  
 Предшествование в страницах 399  
   — в строках 399  
 Прерывистая изменчивость 189  
 Пригодность, критерий 336, 394  
 Признак всеобъемлющий 146  
   — градиент 61  
   — отдельный 235  
   — производный 243, 252  
   — смещение 148  
   — состояния 144  
 Признаки 100  
   — аналогичные 106  
   — Призраки апоморфные 244  
     — биохимические 157  
     — генетическая основа 145, 155  
     — генетические 155  
     — географические 165  
     — гомологичные 106  
     — и адаптация 147  
     — ранг 167  
     — избыточные 145, 257  
     — изменчивые 254—255  
     — измеримые 195  
     — индекс суммы 214  
     — ключевые 67, 322  
     — коррелированные 114, 253  
     — личинок 154  
     — малочисленность 241  
     — меристические 176, 194, 200  
     — моногенные 255  
     — морфологические 150  
     — ненадежные 146  
     — новые 238  
     — общие 86  
     — относительная ценность 167  
     — плезноморфные 244  
     — половые 186  
     — постоянство 252  
     — предковые 244, 245  
     — примитивные 244  
     — приуроченность к определенной группе 252—253  
     — прогрессивные 244  
     — регрессивные 255  
     — родовые 114, 167  
     — с большим весом 252—254  
     — с малым весом 254—259  
     — симплезноморфные 232  
     — синапоморфные 232  
     — сложность 252  
     — таблица 149  
     — таксономические 143—169  
     — типы 149—167  
     — физиологические 157  
     — функциональные комплексы 258  
     — хорошие 251  
     — число 235  
     — экологические 162  
 Прикладная биология 22—23  
 Приложение к Кодексу 420  
 Примитивные виды 245  
 Примитивные признаки 244  
 Принцип Дарвина 253  
   — действительности 408  
   — принцип первого ревизирующего 389  
 Приоритет 334, 344, 386—389  
   — использования 387  
   — опубликования 387  
   — по назначению 399

- Проблема вида 36  
 — прежней группы 264—265  
 Прогностическая ценность классификации 21, 79  
 Проект Брэдли 332  
 Производные признаки 243, 252  
 Промежуточные виды 277  
 Процедура классификации 228—293  
 Публикации по вопросам эволюции 302  
 — таксономические 294—302  
 — типы 295—302  
 Равновесие при распределении по рангам 276  
 Равнозначный статус категорий 354, 356, 358, 404  
 Раздел 64  
 Различия половые 186  
 — степень 269  
 Размер 145  
 — выборки 121—122  
 Размножение бесполое 45  
 Разновидность 57, 406  
 Разнообразие 16  
 Разнородность 193  
 Разрыв, величина 267  
 Разрывы 268  
 Ранг 167  
 Раса 60  
 — географическая 60  
 — микрогеографическая 180  
 — экологическая 61, 179  
 Распределение по рангам 29, 264  
 — — — кладистский метод 264  
 — — — критерии 267  
 — — — на основании взвешивания 266  
 — — — фенетический метод 265  
 — — — эквивалентность 276  
 Rassenkreis 56  
 Расы по хозяину 181  
 Ревизии 297, 301  
 Регрессивные признаки 255  
 Регрессионный анализ 202  
 Редукционизм (редукционистская тенденция) 17  
 Рекомендации 390  
 Реликтовые типы 248  
 Репродуктивная изоляция 172  
 Репродуктивное сообщество 40  
 Решетка для распознавания 172, 209  
 Рисунок 322  
 Рисуночный ключ 319  
 Род 113—116  
 Родичи, ближайшие 230  
 Родовая группа названий 339, 340, 355, 405  
 Родовые названия 335, 358, 405  
 — признаки 114, 167  
 Родство 90, 230  
 — выявление 105—107  
 — генеалогическое 90  
 — генетическое 90  
 — схемы 290  
 Руководства 299  
 Сборные группы 356, 405  
 Свобода мысли в области таксономии 386  
 Сезонная изменчивость 150, 151  
 Секториальный график 208  
 Секция 64  
 Семейство 116—118  
 — название группы 353, 401, 404  
 — основа названия 400  
 Серия 64  
 Серология 157  
 Сестринские группы 93  
 Симбионты 165  
 Симпатрическая гибридизация 47  
 Симпатрические выборки, анализ 209—216  
 Симплезиоморфные признаки 232  
 Синапоморфные признаки 232  
 Синонимика 311  
 Синонимика родовая 314  
 Синонимы 396  
 — младшие 341, 396  
 — объективные 365, 366, 368, 396  
 — старшие 341, 396  
 — субъективные 366, 396  
 Синтипы 376, 414  
 Систематика 16  
 — биологическая 30  
 — вклад в биологию 20—24  
 — как специальность 32—35  
 — новая 68, 83  
 — популяционная 81  
 Scala naturae 77, 287  
 Скобочный ключ 319  
 Следы деятельности животных 150, 346—347, 399  
 Смещение 193  
 Совокупности бесполой организмов 63  
 — выделение 25  
 Сокращения 407  
 Сонограф 161  
 Сообщество репродуктивное 40  
 Сортировочный центр 134  
 Состояния признака 144  
 Сохранение экземпляров 125  
 Сперматека 152  
 Сперматозоиды 150

- Специализации узкие 257  
 Специфичность по хозяину 163—164  
 Справочный список 296, 300  
 Сравнительная биохимия 21, 102  
 Сравнительный метод 97—98  
 Среднее квадратическое отклонение 198  
 Средняя арифметическая 197  
 Ссылки на литературу 323  
 Стабильность 284, 330, 334, 385  
 Стадии классификации 30  
 Стандарты 263  
 Старшие синонимы 341, 396  
 Статистические характеристики, диаграммы 205  
 Статистический анализ 191—208  
 Стерильность 155  
 Стиль таксономической статьи 324  
 Стратегия публикации 294  
   — таксономического исследования 31  
 Структура популяционная 65  
 Структуры генитального аппарата 153  
 Ступенчатый ключ 318  
 Субъективные гомонимы 408  
   — синонимы 366, 396  
 Сходство 88, 106, 170, 231—235  
   — количественное выражение 233  
   — методы определения 233  
   — общее 233  
   — причины 232, 260  
   — фенетическое 233
- Тавтонимия** 342, 402  
**Таксон** 19  
   — номинальный 418  
   — номинативный 354, 356, 358, 366, 404  
   — оптимальная величина 269  
   — эволюционная роль 268  
**Таксономист, задачи** 24—32  
   — подготовка 34  
**Таксономические признаки** 143—169  
   — публикации 294—302  
**Таксономия** 16  
   — история 73—84  
   — роль 23  
   — химическая 157  
   — численная 88, 234  
   — экспериментальная 83  
**Таксоны высшие** 108—119, 301  
   — логические заключения о границах 101  
   — монотетические 104  
   — монотипические 270  
   — объединенные 345, 369, 398  
   — политетические 104
- Таксоны разделенные** 354, 398  
   — соподчиненные 354, 404  
   — формальное выделение 263  
**Текущая библиография** 137—139  
**Теоретическая биология** 23  
**Тератологическая изменчивость** 183  
**Техника измерения** 196  
**Тип замещающего названия** 412  
   — метод 410  
   — обозначение 413  
   — установление путем исключения 411  
**Типовая местность (типовое местонахождение)** 376, 416  
   — — исправления 418  
   — — ограничение 417  
   — — первоначальное обозначение 416  
**Типовой вид** 367—374  
   — — ошибочно идентифицированный 355  
   — материал 414  
   — экзemplяры 142, 412  
**Типовые экземпляры, коллекции** 131, 414  
   — — хранение 129  
**Типологическая концепция вида** 38  
**Типология** 86  
**Типы** 118  
**Типы в видовой группе** 374  
   — — группе рода 367  
   — — — семейства 366  
   — и первые ревизирующие 415  
   — концепция аристотелевская 410  
   — линнеевские 411  
   — названий 394  
**Топотипы** 416  
**Точка ветвления** 91  
**Травматическая изменчивость** 183—185  
**Транслитерация** 400  
**Треугольный график** 205  
**Триба** 110  
**Тривиальное название** 391  
**Триномен** 335, 391
- Узкие специализации** 257  
**Указание** 340, 395  
**Универсальность** 330  
**Уникальность** 330  
**Униномиализм** 392  
**Уровень организации** 17  
**Утраченный материал** 132
- Фаунистические работы** 298  
**Фенетики** 233

- Фенетические методы 239—243  
Фенограмма 290, 291  
Феноны 19, 25, 42, 63, 170, 209  
— классификация 44, 261  
— принадлежность 171  
Физиологические признаки 157  
Филогенетические деревья 81, 82, 288—290  
— законы 107  
Филогения 89—94, 97—99  
Филограмма 293  
Форма (нейтральный термин) 63  
Формы инфраподвидовые 334, 357, 406—407  
Fogelkreis 56  
Функциональные комплексы признаков 258
- Характер ветвления 211  
Химическая таксономия 157  
Хранение информации 29, 262  
— коллекций 127—133  
Хроматография 158  
Хромосомы 155
- Шкалы цветов 308
- Частные адаптации 148  
Частоты сравнения 202  
Чередование поколений 186  
Численная таксономия (численная фенетика) 88, 234
- Число видов 25—27  
— признаков 235  
Числовые данные 308  
— схемы 87  
Чрезвычайные полномочия 382, 388
- Цикломорфоз 178
- Эволюционизм как основа для классификации 99  
Эволюционная классификация 96  
— непрерывность 50, 279  
— роль таксона 268  
Эволюция мозаичная 105, 240, 261, 287  
— параллельная 278  
Экземпляры аутентичные 141  
— типовые 129, 131, 142, 412, 414  
Экологические признаки 162  
— расы 61, 179  
— сдвиги 253  
Экофенотипы 179  
Экспериментальная таксономия 83  
Электронная вычислительная машина 30, 235, 239, 242, 251, 266, 316, 393  
Электрофорез 158  
Эмбриология 154  
Эмпиризм 89  
Эмпирический период 77  
Эссенциализм 38, 85  
Этикетирование 126  
Этикетки с определением 134  
Этология 23

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию . . . . .	5
Из предисловия автора . . . . .	11
<b>Глава 1. Таксономия как наука</b>	
1.1. Таксономия и систематика . . . . .	15
1.2. Термины и определения . . . . .	18
1.3. Вклад систематики в биологию . . . . .	20
1.4. Задачи таксономиста . . . . .	24
1.5. Систематика как специальность . . . . .	32
<i>Часть первая</i>	
<b>ПРИНЦИПЫ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ</b>	
<b>Глава 2. Категория вида</b>	
2.1. Проблема вида . . . . .	37
2.2. Концепции вида . . . . .	38
2.3. От фенона к таксону и к категории . . . . .	42
2.4. Названия видов . . . . .	44
2.5. Трудности применения биологической концепции вида . . . . .	44
2.6. Особые ситуации . . . . .	50
<b>Глава 3. Политипический вид, популяционная систематика и внутривидовые категории</b>	
3.1. Значение политипических видов . . . . .	53
3.2. Распространенность политипических видов в животном мире . . . . .	56
3.3. Внутривидовые категории и термины . . . . .	57
3.4. Популяционная таксономия . . . . .	64
3.5. Популяционная структура . . . . .	65
3.6. Новая систематика . . . . .	68
3.7. Надвид . . . . .	70
<b>Глава 4. Теории биологической классификации и их история</b>	
4.1. Введение . . . . .	72
4.2. История теорий классификации . . . . .	73
4.3. Теории классификации . . . . .	84
4.4. Классификация и филогения . . . . .	97
4.5. Цели классификации . . . . .	99
4.6. Логические заключения о границах таксонов . . . . .	101
4.7. Политетическая характеристика таксонов . . . . .	103
4.8. Выявление родства . . . . .	105
Резюме . . . . .	107

**Глава 5. Иерархия категорий и высшие таксоны**

5.1. Высшие таксоны . . . . .	108
5.2. Линнеевская иерархия . . . . .	110
5.3. Высшие категории . . . . .	112
5.4. Род . . . . .	113
5.5. Семейство . . . . .	116
5.6. Отряды, классы и типы . . . . .	118
5.7. Практические соображения при построении классификации . . . . .	119

*Часть вторая***МЕТОДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ****Глава 6. Таксономические коллекции и процесс определения**

6.1. Систематические коллекции . . . . .	121
6.2. Хранение коллекций . . . . .	127
6.3. Определение . . . . .	133
6.4. Материал для работы над ревизиями или монографиями . . . . .	136

**Глава 7. Таксономические признаки**

7.1. Природа таксономических признаков . . . . .	143
7.2. Признаки и классификация . . . . .	145
7.3. Таксономические признаки и адаптация . . . . .	147
7.4. Типы признаков . . . . .	149
7.5. Признаки и ранг категорий . . . . .	167
Заключение . . . . .	168

**Глава 8. Качественный и количественный анализ изменчивости**

8А. Негенетическая изменчивость . . . . .	174
8А.1. Индивидуальная изменчивость во времени . . . . .	174
8А.2. Изменчивость общественных насекомых (касты) . . . . .	178
8А.3. Экологическая изменчивость . . . . .	178
8А.4. Травматическая изменчивость . . . . .	183
8А.5. Посмертные изменения . . . . .	185
8Б. Генетическая изменчивость . . . . .	185
8Б.1. Изменчивость, связанная с полом . . . . .	186
8Б.2. Индивидуальная изменчивость, не связанная с полом . . . . .	188
8В. Статистический анализ индивидуальной изменчивости . . . . .	191
8В.1. Таксономия и элементарные статистические характеристики . . . . .	191
8В.2. Статистические характеристики выборки из популяции . . . . .	197
8В.3. Графическое представление количественных данных . . . . .	203

**Глава 9. Таксономические решения на видовом уровне**

9А. Анализ симпатрических выборов . . . . .	209
9А.1. Феноны (индивидуальные варианты) или разные виды? . . . . .	209
9А.2. Виды-двойники . . . . .	211
9А.3. Перекрытие пределов изменчивости . . . . .	213

9Б. Сравнение аллопатрических и аллохронных выборок . . . . .	216
9Б.1. Разные подвиды или нет? . . . . .	216
9Б.2. Подвиды или аллопатрические виды? . . . . .	222

### **Глава 10. Процедура классификации**

10.1. Объединение видов в высшие таксоны . . . . .	229
10.2. Объединение в группы по невзвешенному фенетическому сходству	233
10.3. Объединение в группы при кладистских подходах . . . . .	243
10.4. Заключение о родстве, выводимое на основании взвешивания	
сходства . . . . .	249
10.5. Классификация и извлечение информации . . . . .	262
10.6. Усовершенствование существующих классификаций . . . . .	280
10.7. Представление классификации . . . . .	285

### **Глава 11. Таксономические публикации**

11А. Типы публикаций . . . . .	295
11А.1. Описание новых таксонов . . . . .	296
11А.2. Краткие очерки и обзоры . . . . .	296
11А.3. Ревизии . . . . .	297
11А.4. Монографии . . . . .	297
11А.5. Атласы . . . . .	298
11А.6. Фаунистические работы . . . . .	298
11А.7. Полевые определители . . . . .	299
11А.8. Руководства . . . . .	299
11А.9. Каталоги и справочные списки . . . . .	300
11А.10. Ревизии высших таксонов . . . . .	301
11А.11. Публикации по вопросам эволюции и биологические пу-	
бликации . . . . .	302
11Б. Основные особенности таксономических публикаций . . . . .	303
11Б.1. Описание . . . . .	303
11Б.2. Синонимика . . . . .	311
11Б.3. Ключи . . . . .	315
11Б.4. Иллюстрации . . . . .	322
11Б.5. Ссылки на литературу и библиография . . . . .	323
11В. Форма и стиль таксономической статьи . . . . .	324
11В.1. Заглавие . . . . .	324
11В.2. Имя автора . . . . .	325
11В.3. Введение . . . . .	326
11В.4. Благодарности . . . . .	326
11В.5. Исползованные методы и исследованный материал . . . . .	327
11В.6. Основной текст . . . . .	327
11В.7. Резюме . . . . .	328

### *Часть третья*

## **ПРИНЦИПЫ ЗООЛОГИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЫ И ЕЕ ПРИМЕНЕНИЕ**

### **Глава 12. Правила зоологической номенклатуры**

Международный кодекс . . . . .	331
Эволюция теории номенклатуры . . . . .	332
Международный кодекс зоологической номенклатуры, принятый XV	
Международным зоологическим конгрессом . . . . .	334

**Глава 13. Комментарии к правилам номенклатуры**

13.1. Стабильность . . . . .	385
13.2. Свобода мысли в области таксономии . . . . .	386
13.3. Принцип приоритета . . . . .	386
13.4. Принцип первого ревизующего . . . . .	389
13.5. Сфера действия Кодекса . . . . .	389
13.6. Приложение названий . . . . .	390
13.7. Рекомендации . . . . .	390
13.8. Важные даты . . . . .	390
13.9. Обратная сила . . . . .	390
13.10. Народная номенклатура . . . . .	391
13.11. Научная номенклатура . . . . .	391
13.12. Достоинства и недостатки биномиальной номенклатуры . . . . .	391
13.13. Изменение названия . . . . .	392
13.14. Иные системы номенклатуры . . . . .	392
13.15. Критерии опубликования . . . . .	393
13.16. Концепция пригодности . . . . .	394
13.17. Типы названий . . . . .	394
13.18. Опубликование в синонимике . . . . .	394
13.19. Дифференциальный диагноз . . . . .	395
13.20. Указание . . . . .	395
13.21. Названия, данные гибридам . . . . .	395
13.22. Дата опубликования . . . . .	396
13.23. Действительность (валидность) . . . . .	396
13.24. Правило ограничения . . . . .	397
13.25. Объединенные и разделенные таксоны . . . . .	398
13.26. Предшествование в строках или в страницах . . . . .	399
13.27. Следы деятельности животного . . . . .	399
13.28. Образование названий . . . . .	399
13.29. Днакритические знаки . . . . .	400
13.30. Основа названия семейства . . . . .	400
13.31. Грамматический род родовых названий . . . . .	400
13.32. Первоначальное написание и поправка . . . . .	401
13.33. Названия семейств . . . . .	401
13.34. Названия высших таксонов (выше ранга группы семейства) . . . . .	403
13.35. Равнозначный статус категорий . . . . .	404
13.36. Соподчиненные таксоны . . . . .	404
13.37. Гомонимия названий семейств . . . . .	404
13.38. Названия родовой группы . . . . .	405
13.39. Сборные группы . . . . .	405
13.40. Названия таксонов видовой группы . . . . .	405
13.41. Инфраподвидовые названия . . . . .	406
13.42. Авторство . . . . .	407
13.43. Гомонимия . . . . .	407
13.44. Принцип действительности (actuality principle) . . . . .	408
13.45. Замещающее название (первый ревизующий) . . . . .	409
13.46. Гомонимия подвидов . . . . .	409
13.47. Замещение отвергнутых гомонимов . . . . .	409
13.48. Метод типа . . . . .	410
13.49. Исправления в случаях ошибочной идентификации типов . . . . .	412
13.50. Тип замещающего названия . . . . .	412
13.51. Различного рода типовые экземпляры . . . . .	412
13.52. Обозначение типа . . . . .	413
13.53. Типовой материал . . . . .	414
13.54. Лектотипы . . . . .	414
13.55. Неотипы . . . . .	415

---

13.56. Типы и первые ревизующие . . . . .	415
13.57. Типовые местности . . . . .	416
13.58. Номинальный таксон . . . . .	418
13.59. Международная комиссия по зоологической номенклатуре . . . . .	418
13.60. Обращения к Комиссии . . . . .	419
13.61. Вопросы, переданные на рассмотрение . . . . .	419
13.62. Поправки к Кодексу . . . . .	419
13.63. Официальные списки и указатели . . . . .	419
13.64. Приложения к Кодексу . . . . .	420
13.65. Общие рекомендации . . . . .	420
13.66. Словарь терминов и указатель . . . . .	420
Литература . . . . .	421
Работы, из которых заимствованы иллюстрации . . . . .	435
Указатель авторов . . . . .	436
Предметный указатель . . . . .	441

Э. МАИР

**Принципы  
зоологической  
систематики**

Редактор *Н. О. Фомина*  
Художник *А. В. Шипов*  
Художественный редактор *Ю. Л. Максимов*  
Технический редактор *В. П. Сизова*  
Корректор *С. Г. Ефимова*

Сдано в набор 7/1 1971 г.  
Подписано к печати 11/V 1971 г.  
Бумага кн.-журн. 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>=14,25 бум. л.  
28,5 печ. л. Уч.-изд. л. 30,95. Изд. № 4/5609  
Цена 2 р. 99 к. Зак. 25

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»  
Москва, 1-й Рижский пер., 2

Ленинградская типография № 8  
Ленинград, Прачечный пер., д. 6